# Untersuchungen über den Blütenboden der Komposíten.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der Kgl. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

**Johannes Nissen**

aus Eckernförde.



KIEL 1907.

Druck von Lüdtke & Martens, vorm. P. Peters,

Knooper Weg 144.

# Untersuchungen über den Blütenboden der Komposіten.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der Kgl. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

**Johannes Nissen**

aus Eckernförde.

KIEL 1907.

Druck von Lüdtke & Martens, vorm. P. Peters,

Knooper Weg 144.

Zum Druck genehmigt:
Dr. Rodenberg
z. Z. Dekan
9. Februar 1907.

Dem Andenken meines Vaters
Meiner Mutter

Studien über das Rezeptakulum der Korbblütler sind bislang fast nur im Anschluss an eingehendere Untersuchungen an den Kompositen überhaupt angestellt worden, sei es bei solchen über die Entwicklung der Blüten, über die Hüll- und Spreublätter oder über die Sekretgänge. Speziell mit der Infloreszenz der Kompositen hat sich de Lanessan beschäftigt, der in seiner Mitteilung „Sur la disposition et la structure des faisceaux fibrovasculaires dans le réceptacle des Composées" Angaben über den anatomischen Bau des Blütenbodens von Bellis perennis macht, und Arthur Meyer, der in seiner „Wissenschaftlichen Drogenkunde" solche über das Körbchen von Matricaria Chamomilla bringt. Ausserdem haben sich einige Botaniker eingehender mit der Frage beschäftigt, ob das Körbchen der Kompositen von der Ähre oder der Dolde abzuleiten sei. Brown gibt in seinem Werk „Some observations on the natural family of plants called Kompositae" der ersten Erklärung den Vorzug, indem er das Körbchen mit einer Ähre, deren Achse verkürzt ist, vergleicht, hauptsächlich aus dem Grunde, weil bei beiden das Aufblühen von aussen nach innen, bezw. von unten nach oben fortschreitet, eine Erscheinung, die sich mit wenigen Ausnahmen bei allen Kompositen nachweisen lässt. Bei zusammengesetzten Köpfchen wie bei Echinops, Lagascea, Caesulia ist dagegen ebenso wie bei zusammengesetzten Ähren nach Brown die Folge des Aufblühens umgekehrt. Der Ansicht Browns gegenüber steht die Warmings („Die Blüte der Kompositen") der das Köpfchen von der Umbella abgeleitet sehen wissen will, da das Körbchen sich abnorm als Umbella ausbilden, sich aber wohl nie zu einer Ähre verlängern könne. Allerdings deuten

seiner Ansicht nach einige Kompositengattungen, die höhere, mit echten Spreublättern versehene Blütenkörbchen tragen, auf Vorfahren hin, deren Blütenstand vielleicht eine mit Brakteen versehene Ähre war.

In dem erstem Teil der vorliegenden Abhandlung sind Beobachtungen über die äussere Morphologie, den anatomischen Bau, den Verlauf der Sekretgänge und die Spreublätter des Blütenbodens zusammengestellt. Weiterhin versucht diese Arbeit darüber Aufschluss zu geben, ob der Blütenboden der Kompositen hauptsächlich nur als mechanischer Träger der Blüten, Spreublätter und Spreuborsten fungiert, oder ob er auch als Behälter der Vorratsstoffe für die Ernährung der Blüten und Früchte in Betracht kommt. Beobachtungen von Daniel, die er in seinen Abhandlungen „Sur la présence de l'inuline dans les capitules d'un certain nombre de Composées" und „Recherches anatomiques et physiologiques sur les bractées de l'involucre des Composées" niedergelegt hat, und nach der er neben eingehenden Untersuchungen über Hüll- und Spreublätter auch den Blütenboden behandelte, scheinen nämlich dargetan zu haben, dass der Blütenboden mancher Kompositen als Reservestoffspeicher anzusehen ist. Wie weit diese Annahme bei den verschiedenen Kompositen ihre Bestätigung findet, und ob sich im Blütenboden der Kompositen auch andere Reservestoffe ausser dem von Daniel nachgewiesenen Inulin vorfinden, darüber mag der zweite Teil der Arbeit berichten.

---

## Anatomischer Teil.

Äussere Morphologie. — Zur allgemeinen Orientierung über den Blütenboden mögen zunächst folgende Punkte hervorgehoben werden. Wir haben bei den Kompositen, bei deren Gruppierung wir uns der Systematik von Hofmann (in Engler und Prantl „Natürliche Pflanzenfamilien") bedienen, einen Unter-

schied zwischen einfachen und zusammengesetzten Körbchen zu machen. Die zusammengesetzten Infloreszenzen unterscheiden sich im äusseren Bau wenig von den einfachen, nur finden wir bei jenen, dass die Köpfchen zweiter Ordnung nicht einfache Blüten tragen, sondern wieder Blütenböden, auf denen eine einzelne, von Hüllblättern umgebene Blüte sitzt. Nach C. H. Schultz-Bipontinus' Abhandlung „Cassiniaceae uniflorae" sind 152 Kompositenarten bekannt, deren Rezeptakulum nur eine Blüte trägt. Aus diesem Grunde erklärt er den Namen Kompositen für unzutreffend und schlägt dafür „Cassiniaceen" vor. Von diesen Arten besitzen nicht alle ein zusammengesetztes Köpfchen, bei manchen sind die einblütigen Körbchen weit voneinander getrennt. Die Gestalt der Blütenböden einfacher und zusammengesetzter Köpfchen kann sehr variieren. Kegelförmig ist der Blütenboden bei manchen Heliantheen, wie Ximenesia, Obeliscaria, Rudbeckia, Echinacea, Sogalgina, Melampodium, Lindheimera, bei Helenieen wie Lasthenia und Tagetes, bei Anthemideen wie Matricaria und Lonas, bei Senecioneen wie Doronicum, kugelförmig z. B. bei Helenium, Cephalophora, Echinops; konvex ist die Oberfläche des Rezeptakulum bei Vertretern aller Tribus, konkav hauptsächlich bei bestimmten Arten der Senecioneen, Cynareen und Cichorieen. Der Blütenboden ist bei der grossen Mehrzahl der Kompositen mindestens bis zur Blütezeit massiv, meistens kollabieren später die Zellen in der Mitte, und es zerreist das Gewebe wie bei Senecioneen und Cichorieen; bei Heliantheen, Anthemideen und Cynareen bleibt das Rezeptakulum meistens bis zur völligen Reife der Früchte massiv. Bei anderen Kompositen wie Bellis, Lasthenia und Matricaria wird der Blütenboden schon lange vor der Blütezeit hohl.

Über die Anatomie des Blütenbodens habe ich folgende Beobachtungen gemacht.

Epidermis. — Die Epidermis des Rezeptakulum bildet, abgesehen von etwaigen Härchen und Spreublättern, keine ebene Fläche, sondern sie ist an der Ansatzstelle der Blüten bald eingesenkt, bald etwas nach oben gewölbt. Der erste Fall ist bei weitem der häufigste; bei der Mehrzahl der Kompositen finden wir die Oberfläche des Blütenbodens an der Abbruchstelle der

Früchte trichterförmig eingesenkt. Etwas erhaben über die sie umgebenden Zellen ist die Blütenansatzstelle z. B. bei Vernonia anthelmintica, Helichrysum bracteatum, Lasthenia glabrata, bei der die Höcker, auf denen die Blüten stehen, verhältnismässig hoch sind, und den meisten Chrysantheminen. Bei Astereen, Inuleen, Heliantheen, Senecioneen, Cynareen und Cichorieen liegen die Blüteninsertionen z. T. beträchtlich tiefer als die sie umgebende Oberhaut. Bei einigen Vertretern dieser Tribus hat die Oberfläche des Blütenbodens sogar ein wabenartiges Aussehen, wie bei Onopordon und Tragopogon. · Die Epidermis des Blütenbodens ist bei sämtlichen untersuchten Korbblütlern einschichtig, die Aussenwände ihrer einzelnen Zellen sind verdickt. Zur Zeit des Heranreifens der Früchte finden wir die Epidermis mancher Kompositen verholzt, und zwar wurden von mir derartige Verholzungen, die durch Rotfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure nachgewiesen wurden, bei Eupatorieen wie Eupatorium cannabinum, bei Astereen wie Erigeron littoralis, bei Inuleen wie Ammobium alatum, Antennaria alpina, Inula britannica und Buphthalmum maritimum, bei Heliantheen wie Lindheimera texana, bei Helenieen wie Lasthenia glabrata, bei Senecioneen wie Senecio vulgaris, Arnica montana und Tussilago farfara, bei Cichorieen wie Leontodon hispidus, Andryala integrifolia und Hieracium amplexicaule gefunden. Bei diesen Kompositen findet sich die Verholzung der Epidermis stets erst bei Beginn des Reifens der Früchte, und zwar nur an deren Ansatzstelle; je weiter sie heranreifen, desto mehr breitet sich auch die Verholzung der Epidermis, die übrigens nie die unter ihr liegenden Grundgewebezellen ergreift, im Umkreise aus, so dass schliesslich auch die zwischen den Blüteninsertionen befindliche Epidermis verholzt ist. Ob bei den übrigen Vertretern der oben genannten Tribus Verholzungen der Oberhaut vorkommen, konnte nicht festgestellt werden, da die Pflanzen nicht immer zur Fruchtreife gelangten; nur bei den Cichorieen scheint eine Verholzung allgemein vorzukommen. Bei Arten der Tribus Anthemideen, Calenduleen und Cynareen erschien die Epidermis des Blütenbodens auch bei Fruchtreife unverholzt. In den genannten Fällen waren neben der Epidermis auch ihre Emergenzen, Haare

und Spreublätter verholzt; ebenso bei Cynareen die Spreuborsten und bei den Antheminen die Spreublätter, ohne dass jedoch die Epidermis des Blütenbodens von der Verholzung betroffen wurde.

Einen Unterschied zwischen Härchen, Spreuborsten und Spreublättern in der Bekleidung des Blütenbodens machen wir nach Warmings Abhandlung „Die Blüte der Kompositen". Da er in dieser Schrift angibt, dass einzellige Haare der Blütenbodenepidermis wie bei Solidago und Hieracium epidermaler Herkunft seien, mehrzellige Härchen wie bei Erigeron, Lactuca und Aster subepidermal angelegt würden, wobei epidermale Wucherung hinzutreten könne, während die Spreublätter und Spreuborsten ihren Ursprung aus subepidermalen Schichten nehmen, so sei hier bei der Besprechung der Epidermis auf die Härchen zunächst eingegangen. Die Spreublätter und Spreuborsten mögen im Anschluss an die Leitbündel und Sekretionsorgane besprochen werden.

Vernonieae. — Vernonia anthelmintica: Blütenboden nackt.

Eupatorieae. — Eupatorium cannabinum, Ageratum conyzoides: Blütenboden nackt.

Astereae. — Von den untersuchten Astereen zeigte nur Charieis heterophylla eine Behaarung des Blütenbodens, die übrigen ausser der mit Spreublättern versehenen Achnophora zeigten ein unbehaartes Rezeptakulum. Bei Charicis stehen die Härchen am Rand der Blüteninsertionen und bestehen aus einer Zellreihe von vier Zellen, von denen die oberste spitz zuläuft.

Inuleae. — 1. Filaginae. — Evax pygmaea und Filago germanica mit Spreublättern. 2. Gnaphalinae. — Gnaphalium margaritace, Gn. purpureum, Antennaria alpina, Leontopodium alpinum: Blütenboden nackt; Ammobium alatum mit Spreublättern, Helichrysum bracteatum: kurze Härchen aus zwei Zellreihen, Helipterum roseum und Hel. Manglesii: lange Härchen aus einer Zellreihe, von denen jede aus drei langgestreckten Zellen besteht. 3. Inulinae. — Inula hirta, I. squarrosa, Pulicaria dysenterica, Carpesium cernuum: Blütenboden nackt, Inula

Helenium: Härchen aus vier Zellreihen, jede aus fünf Zellen bestehend, die oberste abgerundet. 4. Buphthalminae. — Buphthalmum maritimum und B. salicifolium mit Spreublättern.

Heliantheae. — Von den einfachen Köpfchen tragen alle untersuchten Heliantheen Spreublätter, daneben die von Ximenesia encelioides Härchen von einer aus vier Zellen gebildeten Zellreihe, die oben zugespitzt ist. Lagascea mollis trägt auf der Epidermis des Köpfchens zweiter Ordnung lange Haare von einer Zellschicht, die aus drei Zellen besteht, von denen die oberste sehr lang und oben zugespitzt ist.

Helenieae. — 1. Heleninae. — Lasthenia glabrata, Helenium autumnale, Cephalophora aromatica: Blütenboden nackt. Gaillardia pulchella mit Spreuborsten (vergl. Warming). 2. Tagetinae. — Tagetes patulus: Blütenboden mit Härchen aus zwei Zellreihen, jede aus vier Zellen zusammengesetzt, die obersten abgerundet.

Anthemideae. — 1. Antheminae. — Achillea magna, Anthemis rigescens, Lonas inodora, Anacyclus clavatus, Santolina Chamaecyparissus mit Spreublättern; Cladanthus proliferus mit Spreublättern und einzelligen Epidermishaaren an der Blüteninsertion. 2. Chrysantheminae. — Chrysanthemum carinatum, Tanacetum vulgare, Matricaria inodorina, Cenia turbinata, Cotula aurea: Blütenboden nackt.

Senecioneae. — Senecioninae. — Senecio vulgaris, S. gallicus, S. artemisiaefolius, Tussilago farfara, Petasites albus, P. niveus, Ligularia sibirica, Cineraria geifolia: Blütenboden nackt; Arnica montana, Doronicum australe, Dor. cordatum, Dor. Pardalianches: Härchen am Rand der Blüteninsertionen aus einer Zellreihe mit vier Zellen bestehend, von denen die oberste spitz zuläuft.

Calenduleae. — Calendula stellata, Dimorphoteca pluvialis: Blütenboden nackt.

Arctotideae. — Cryptostemma calendulacea: Blütenboden nackt; Sphenogyne anthemoides: Blütenboden mit Spreuborsten besetzt.

C y n a r e a e. — Alle untersuchten Cynareen mit Ausnahme von Onopordon Acanthium und Saussurea albescens, deren Blütenboden nackt ist, tragen auf dem Rezeptakulum Spreuborsten oder Spreublätter.

M u t i s i e a e. — Moscharia pinnatifida mit Spreublättern.

C i c h o r i e a e. — 1. Cichorinae. — Lampsana communis, Rhagadiolus stellatus, Microseris pygmaea, Tolpis bartata: Blütenboden nackt; Cichorium Intybus mit gewimperten, aus Zellreihen von je drei Zellen bestehenden Rändern an den Blütenansatzstellen; Catananche coerulea mit Spreuhaaren, die aus mehreren oben spitz zulaufenden Zellreihen bestehen, deren Elemente langgestreckte Zellen darstellen. 2. Leontodontinae. — Scorzonera eriosperma, Sc. villosa, Geropogon glaber, Tragopogon orientalis, Tr. pratensis: Blütenboden nackt; Urospermum picroides mit einzelligen, lang zugespitzten Härchen an den Ansatzstellen der Blüten; Seriola aetnensis und Hypochoeris serioloides mit Spreublättern und Spreuhärchen, die letzteren vier bis fünf Zellen lang, aus vier bis fünf Zellreihen zusammengesetzt, oben zugespitzt; Leontodon hastilis mit Härchen von einer Zellreihe, die aus drei bis vier Zellen zusammengesetzt ist; Leontodon hispidus: Blütenboden nackt. 3. Crepidinae. — Crepis und Hieracium haben teils nackte, teils mit Härchen von der Art des Leontodon hastilis besetzte Blütenböden. Andryala integrifolia trägt Spreuhaare, die denen von Catananche gleichen, aber weniger Zellen enthalten. Prenanthes purpurea, Sonchus tenerrimus, Taraxacum officinale und Lactuca virosa: Blütenboden nackt.

Vorstehende Übersicht zeigt, dass Emergenzen des Blütenbodens in den verschiedenen Tribus in verschiedener Weise zur Ausbildung gelangen, indem nicht nur in den einzelnen Subtribus die Erhebungen der Epidermis mannigfacher Art sein können, (vergl. Hypochoeris und Urospermum) sondern auch bei Vertretern einzelner Gattungen wie Crepis oder Hieracium eine Bekleidung des Blütenbodens mit Härchen vorhanden sein oder fehlen kann. Schliesslich geht noch daraus hervor, dass eine Besetzung des Rezeptakulum mit Spreublättern eine solche

mit Härchen nicht ausschliesst (vergl. Ximenesia und Hypochoeris). Ob die Spreuhaare bei den genannten Kompositen nun homolog den Brakteen sind, ist nach Warming wohl schwer festzustellen. Vielleicht sind die Härchen, die epidermal erzeugt werden, eigenartige Bildungen, während die subepidermaler Herkunft rudimentäre Spreublätter sind, da ja diese ebenfalls aus dem Periblem gebildet werden.

Daniel kommt in seiner Schrift „Recherches anatomiques et physiologiques sur les bractées de l'involucre des Composées" nach einer kurzen Untersuchung der Emergenzen des Blütenbodens zu dem Resultat: „Jl résulte de ces exemples que les paillettes et les soies du réceptacle ne sont pas autre chose que des bractées florales très dégradées". Für diese Ansicht scheint auch der Umstand zu sprechen, dass die Härchen des Blütenbodens scheinbar funktionslos sind, wenigstens ist von einer etwaigen Funktion nichts bekannt. Die erwähnten Härchen entbehren des Chlorophylls, der Leitbündel, der Sekretgänge und zeigen keinen drüsigen Charakter, was ebenfalls für Daniels Vermutung zu sprechen scheint.

Die Epidermis, welche Blütenboden und Blüten bekleidet, erfährt mit der Entwicklung der letzteren zugleich mit dem darunterliegenden Grundgewebe an der Stelle, an der die Frucht sich vom Blütenboden trennt, eine Einschnürung. Bei unentwickelten Blüten ist von dieser noch nichts sichtbar, erst zu Beginn der Blütezeit finden wir sie an der Basis der Blüten, und zwar ist die Abbruchstelle bei den meisten Kompositen, wie früher schon angedeutet wurde, etwas eingesenkt. Diese Einschnürung der Epidermis mit dem darunterliegenden Grundgewebe dient augenscheinlich dazu, den Früchten die Trennung vom Blütenboden zu erleichtern, womit auch, wie wir nachher sehen werden, der besondere Bau der Leitbündel an dieser Stelle zusammenhängen mag.

Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass einzelne Partien des Inhalts aller Epidermiszellen von Bellis perennis und Bidens ferulaefolius schwärzlich gefärbt sind, wie es auch in den Spreublättern von Helianthus annuus vorkommt.

L e i t b ü n d e l b a u. — Die Leitbündel des Blütenbodens weisen bei den untersuchten Kompositen einen einheitlichen Bau auf. Betrachten wir zunächst einen Schnitt eben unterhalb des Blütenbodens, so finden wir hier die kollateralen Leitbündel — auf die bikollateralen einiger Cichorieen ist bei der spezielleren Betrachtung der Leitbündel näher eingegangen — in einem Kreise liegen, der von der Stärkescheide umgeben wird. Diese war im allgemeinen bis zur halben Höhe des Blütenbodens noch nachzuweisen, indem die in ihr enthaltenen Stärkekörner sich mit Chloraljod blau färbten. An der Blütenansatzstelle war bei keiner Komposite die Stärkescheide mehr sichtbar. Innerhalb dieser liegt zunächst sklerenchymatisches Stützgewebe, das ebenfalls nur in der unteren Hälfte des Rezeptakulum nachzuweisen ist. Weiter nach innen vom Stützgewebe liegt der Siebteil, das Kambium und der Holzteil, von denen Phloem und Xylem noch an der Ansatzstelle aller Blüten angetroffen wird. Der Bau der markständigen Leitbündel wird bei Besprechung der Cichorieen-Leitbündel näher erörtert werden.

L e i t b ü n d e l v e r l a u f. — Der Verlauf der Leitbündel im Blütenboden der Kompositen weist ebenfalls einen einheitlichen Typus auf. Will man ihn makroskopisch sichtbar machen, so spaltet man am besten einen der Blüten beraubten, hohlen Blütenboden von Matricaria Chamomilla, Bellis perennis oder Lasthenia glabrata, deren Rezeptakulum kegelförmig ist, vertikal und legt ihn in 40% Natronlauge, um ihn durchsichtig zumachen. Dann erkennt man, dass sich die Leitbündel der Blütenstandsachse bei der Abzweigungsstelle der Hüllblätter zu einem Anastomosenring vereinigen. Phloem und Xylem nehmen an der Anastomosen-Bildung in gleicher Weise teil. Von dem erwähnten Ring zweigen sich die Leitbündel ab, von denen ein Teil in die Hüllblätter, der andere in den Blütenboden geht. Die Leitbündelstränge, die den Blütenboden durchziehen, weisen eine ungleich starke Entwicklung auf. Die stärker ausgebildeten Hauptstränge verlaufen weiter im Inneren des Blütenbodens, während die weniger Elemente enthaltenden sich mehr an den Wänden des Rezeptakulum ausbreiten. Es ist nun nie bei einer Komposite beobachtet worden, dass diese Hauptstränge, von

denen die kleineren abzweigen, direkt durch die Mitte des Blütenbodens in die Blüten verlaufen, sondern sie steigen an den Wänden des Rezeptakulum entlang bis zur Epidermis hinauf, und so findet sich in der Mitte des Körbchens ein von Leitbündeln freier Raum, der in seiner Gestalt dem des ganzen Blütenbodens ähnlich ist. Dieser von Leitbündeln freie, nur vom Grundgewebe erfüllte Teil der Infloreszenz kann durch Einschrumpfen und Zerreissen der Zellen beim Heranreifen der Früchte schon früh hohl werden. Bei Blütenböden mit konvexer oder konkaver Oberfläche biegen die Leitbündel etwa fünfzehn Zellschichten unterhalb der Epidermis nach dem Innern des Blütenbodens zu um, verzweigen sich unter Anastomosenbildung zu Netzen und entsenden kleinere Leitbündel in die Blüten. Auch die Anastomosen, die von den schwächer entwickelten Leitbündeln gebildet werden, enthalten Sieb- und Holzteilelemente. Bei Köpfchen mit geringer Blütenzahl wie bei Artemisia Absinthium, Achillea millefolium und Senecio vulgaris wurde ebenfalls Anastomosenbildung beobachtet. Mikroskopisch ist das Leitbündelnetz am besten sichtbar zu machen, wenn man einen Schnitt durch ein der Blüten beraubtes, hohles Rezeptakulum von Hieracium oder Cotula parallel zur Oberhaut, etwa fünfzehn Zellschichten von dieser entfernt legt, die Tracheiden mit Phloroglucin und Salzsäure färbt, und diesen Teil des Blütenbodens umgekehrt, also mit den Blütenansatzstellen nach unten betrachtet. Der Leitbündelverlauf im kegel- und kugelförmigen Blütenboden ist insofern etwas von dem vorherbeschriebenen verschieden, als hier schon gleich eben oberhalb des Anastomosenringes am Grunde des Blütenbodens die Seitenstränge bei der Insertion der Hüllblätter von den Hauptleitbündeln in die Blüten abzweigen. In zusammengesetzten Körbchen gleicht der Leitbündelverlauf dem eben beschriebenen der einfachen Infloreszenzen. Mit der Verzweigung der Leitbündel geht eine Reduktion in der Zahl ihrer Elemente Hand in Hand. Vergleichen wir z. B. die Ausbildung der Leitbündel von Onopordon Acanthium eben unterhalb des Blütenbodens mit denen an der Blüteninsertion, so zählen wir bei jenen etwa 30, bei diesen 12 Tracheiden, bei Helianthus annuus 21 bezw. 12, bei Hieracium

murorom 13 bezw. 5. Dieselben Beobachtungen über den Verlauf der Leitbündel haben Trécul (Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les fleurs de quelques Tragopogon et Scorzonera) für Tragopogon pratensis, de Lanessan (Sur la disposition et la structure des faisceaux fibrovasculaires dans le réceptacle des Composées) für Bellis perennis und Arthur Meyer (Wissenschaftliche Drogenkunde) für Matricaria Chamomilla gemacht.

Leitbündelverlauf bei den einzelnen Tribus. Verhalten sich, wie wir eben gesehen haben, die Kompositen in dem Verlauf der Leitbündel soweit gleich, so bemerkte ich weitgehende Unterschiede im Aussehen der Ansatzstellen der Blüten, die nicht nur darin bestehen, dass die Zahl der Leitbündelstränge, die in die Blüten gehen, variiert, auch ihre Lage zueinander ist in den einzelnen Tribus Schwankungen unterworfen. Bei der Untersuchung der Leitbündel an der Abbruchstelle der Blüten ist es nötig, Schnitte durch die obersten Zellschichten mit solchen, die durch tiefere gelegt sind, zu vergleichen, weil dadurch oft erst die Gestalt der Leitbündel an der Blütenansatzstelle verständlich wird.

Vernonieae. — Vernonia anthelmintica: ein Querschnitt durch die Ansatzstelle zeigt ein konzentrisch gebautes Leitbündel, dessen Siebteil um den Holzteil gelagert ist. Der konzentrische Bau ist dadurch zustandegekommen, dass zwei kollateral gebaute Leitbündel, deren Xylem einander zugekehrt war, zusammengedrängt wurden, so dass der Holzteil der beiden sich berührt und die Siebteile einen Ring um diesen bilden.

Eupatorieae. — Bei Ageratum conyzoides treffen wir dieselben Verhältnisse an wie bei Vernonia. Eupatorium cannabinum: Drei bis vier collateral gebaute Leitbündel, deren Holzteile einander zugekehrt sind, vereinigen sich zu einem konzentrischen Strang, so dass das Xylem vom Phloem allseitig umschlossen wird.

Astereae. — Bei Vertretern der Subtribus: Solidaginae (Solidago, Bigelovia, Xanthocephalum) Baccharinae, (Baccharis), Bellidinae, (Bellis, Brachycome) und Asterinae (Aster, Erigeron Calimeris, Charieis, Felicia) treffen wir auf der Abbruchsstelle

der Früchte ein kollateral gebautes Leitbündel an, das nach Abzweigung von einem Hauptstrang die Blüten inseriert, ohne sich mit anderen Leitbündeln vereinigt zu haben. Legt man also Querschnitte von der Epidermis beginnend nach unten zu durch den Blütenboden, so zeigen die Querschnitte immer nur einfache, kollateral gebaute Stränge, bis man auf die Hauptstränge trifft, von denen die in die Blüten verlaufenden sich abzweigen. Die Leitbündel sind so orientiert, das das Xylem eines jeden nach der Mitte der Epidermis, das Phloem nach den Hüllblättern zu gerichtet ist.

Inuleae. — Pflanzen der Subteribus Filaginae (Filago), Gnaphalinae, (Ammobium, Gnaphalium, Leontopodium, Antennaria, Helipterum, Helichrysum) Inulinae (Inula Pulicaria, Carpesium) und Buphthalminae (Buphthalmum) zeigten bei einfachen Köpfchen den gleichen Leitbündelbau an der Blüteninsertion wie Vernonia. Dass der konzentrische Bau an dieser Stelle durch gegenseitige Annäherung von zwei kollateral gebauten Leitbündeln bewirkt wird, ergibt sich aus einer Beobachtung der Blüteninsertion von Helichrysum bracteatum. Während vor dem Aufblühen des Köpfchens das Leitbündel an der betreffenden Stelle ein konzentrisches Aussehen hatte, sind die zwei Stränge, aus denen dieses ursprünglich zusammengesetzt war, auf dem Blütenstadium weiter auseinandergerückt, so dass wir hier auf einem Querschnitt zwei kollaterale, das Xylem einander zukehrende Leitbündel antreffen, zwischen denen sich Grundgewebezellen finden. Bei den Köpfchen erster Ordnung von Evax pygmaea tritt ebenfalls ein konzentrisch gebautes Leitbündel in die Blüten ein, das sich aus der Vereinigung zweier kollateraler bildet.

Heliantheae. — Hier unterscheiden wir, abgesehen von Madieae und Lasgasceae, zwei Haupttypen im Bau der Leitbündel an der Blütenansatzstelle; der eine findet sich bei Vertretern der Subtribus Zinniae und Coreopsidinae, der andere bei Verbesinae, Melampodinae, Ambrosinae und Galinsoginae. Bei Arten der ersten Gruppe — hier wurden von den Zinniae Heliopsis und Zinnia, von den Coreopsidinae Guizotia, Coreopsis, Bidens, Cosmos und Dahlia untersucht — werden die Blüten

von vier kollateral gebauten Leitbündeln inseriert, die einander mit dem Xylem zugekehrt sind, und zwischen denen sich das Grundgewebe befindet. Die Abbruchstelle, die sich über den sie umgebenden Teil des Blütenbodens etwas erhebt, hat hier im Gegensatz zu der kreisförmigen der übrigen Kompositen die Gestalt eines Vierecks, in dessen Ecken sich die Leitbündel finden. Bei dem Typus der Ambrosinae wie Iva und Ambrosia, der Verbesinae wie Helianthus, Ximenesia, Rudbeckia, Siegesbeckia, der Galinsoginae wie Sogalgina, der Melampodinae wie Lindheimera, Silphium, Melampodium treffen wir dieselben Verhältnisse wie bei Vernonia an. Bei Lagascea (Lagascinae) und Madia (Madinae) wird die etwas eingesenkte, kreisförmige Blütenansatzstelle von vier kollateralen, mit dem Xylem einander zugewandten Leitbündeln inseriert, die sich aber ziemlich eng zusammenschliessen, so dass die Blüten von einem konzentrischen Leitbündel inseriert erscheinen; dadurch unterscheiden sich diese beiden Kompositen von Vertretern des ersten Haupttypus.

Helenieae. — Heleninae: Lasthenia: Die Leitbündel, die sich von den Hauptsträngen abzweigen, weisen bis zu ihrem Eintritt in die Blüten einen kollateralen Bau auf wie bei den Astereen, und zwar wird jede Blüte von einem Leitbündel inseriert. Hier sei noch erwähnt, dass ausnahmsweise zwischen den schwächer entwickelten Leitbündeln keine Anastomosen auftreten, was seinen Grund darin haben mag, dass einmal der hohle Blütenboden kegelförmig ist, die Blüten also gleich oberhalb der Insertion der Hüllblätter stehen, und zweitens darin, dass die Blüten auf verhältnismässig hohen Erhebungen des Rezeptakulum sitzen. — Helenium, Cephalophora, Palafoxia, Gaillardia: Vier bis sechs kollaterale, mit dem Xylem einander zugekehrte Leitbündel inserieren die Blüten, ohne dass sie sich, abgesehen von Palafoxia, zu einem konzentrischen zusammenschliessen. — Tagetinae: Tagetes weist dieselben Verhältnisse auf wie Helenium.

Anthemideae. — Antheminae: Achillea, Anthemis, Anacyclus, Lonas; — Chrysantheminae: Cotula, Artemisia, Chrysanthemum: Zwei bis drei kollaterale Leitbündel nähern sich einander, so dass die Blüten von einem konzentrischen inseriert

erscheinen. Auf dem Blüten- und Fruchtstadium findet man z. T. die einzelnen kollateralen Leitbündel unvereinigt.

Senecioneae. — Senecioninae: Senecio, Tussilago, Petasites, Arnica, Ligularia, Cineraria zeigen an der Abbruchstelle der Blüten ein konzentrisch gebautes Leitbündel, das durchschnittlich aus fünf kollateralen, die sich genähert haben, hervorgegangen ist. Diese Vereinigung der fünf Leitbündel zu einem konzentrischen ist am besten zu beobachten, wenn man durch den Blütenboden von Tussilago zu der Zeit, wo die Blüten voll entwickelt sind, einen Querschnitt eben oberhalb des im Rezeptakulum befindlichen Hohlraums legt, den abgetrennten, das Anastomosennetz und die Blütenansatzstellen enthaltenden Teil mit 40% Natronlauge oder Chloralhydrat aufhellt und den Schnitt, die Epidermis nach unten gekehrt, mikroskopisch betrachtet. Doronicum macht insofern eine Ausnahme, als hier die kollateralen Leitbündel getrennt bleiben; die Abbruchstelle der Früchte zeigt also dasselbe Bild wie Helenium, eine Beobachtung, die für die Annahme spricht, dass der konzentrische Bau der Leitbündel bei den übrigen Senecioneen tatsächlich durch Zusammenschluss der kollateralen bewirkt wird.

Calenduleae. — Dimorphoteca: In alle Blüten tritt ein konzentrisches Leitbündel ein, das aus der Vereinigung von zwei kollateralen hervorgegangen ist. — Calendula: Die zwittrigen Randblüten werden gewöhnlich von vier kollateralen Leitbündeln inseriert, die stärker entwickelt sind als die in die männlichen Scheibenblüten verlaufenden zwei bis drei kollateralen, die sich zu einem konzentrischen Leitbündel zusammenschliessen können.

Arctotideae. — Arctotidinae: Sphenogyne: fünf kollateral gebaute Leitbündel inserieren die Blüten; bei Cryptostemma schliessen diese sich zu einem konzentrischen Strang zusammen.

Cynareae. — Echinopsidinae: Echinops: Die zusammengesetzten, kugelförmigen Köpfchen zeigen denselben Leitbündelverlauf wie die einfachen der übrigen Kompositen. Entfernt man die nur eine Blüte tragenden Rezeptakeln erster Ordnung

von den zusammengesetzten, so sieht man an der Abbruchstelle fünf kollaterale, mit dem Xylem einander zugekehrte Leitbündel, die nach der Abzweigung vom Hauptstrang einander parallel ohne Anastomosenbildung die einfachen Blütenköpfchen und in ihrem weiteren Verlauf in derselben Weise die Blüten inserieren. — Carlininae: Bei Chardinia, Atractylis, Xeranthemum und Carlina zeigen die Leitbündelendigungen an der Ansatzstelle der Blüten dasselbe Bild wie bei den Echinopsidinae. — Carduinae: Bei Carduus, Cynara, Silybum, Tyrimnus, Cirsium, Onopordon, Cousinia werden die Blüten von vier kollateralen Leitbündeln inseriert, bei denen ein Zusammenschluss zu einem konzentrischen nie beobachtet wurde. — Centaureinae: Serratula, Centaurea, Cnicus, Rhaponticum, Crupina: Während bei allen vorher untersuchten Kompositen die Endigungen der Leitbündel an der Blüteninsertion in einer Ebene liegen, findet man auf einem Querschnitt eben unterhalb der Epidermis bei den Centaureinae 7—9 kollaterale Leitbündel im Kreise liegen, auf einem Schnitt weiter unten dazu noch ein ebenfalls kollateral gebautes, das aber mehr Leitbündelelemente enthält als jedes der erstgenannten. Wurden bei jenen zwei bis drei Tracheiden gezählt wie bei Centaurea montana, so enthielten diese 8--9. Bei sterilen Randblüten gewisser Centaureaarten, die als Schauapparat für Insekten dienen, konnte das stärker entwickelte Leitbündel nicht nachgewiesen werden.

M u t i s i e a e. — Nassauvinae: Moscharia: Die Blüten werden von einem konzentrischen Leitbündel inseriert, das aus einer Vereinigung von zwei kollateralen entstanden ist.

C i c h o r i e a e. — Cichorinae: Cichorium, Catananche, Microseris, Tolpis; — Leontodontinae: Scorzonera, Leontodon, Tragopogon, Seriola, Hypochoeris; — Crepidinae: Sonchus, Hieracium, Prenanthes, Lactuca, Picris zeigen insofern den gleichen Bau der Leitbündel an der Insertion der Blüten, als in diese ein konzentrisches Leitbündel geht, das aus einer Vereinigung von fünf kollateralen, deren Xylem einander zugekehrt ist, hervorgegangen ist.

Bei manchen Kompositen, deren Blüten sich nicht alle zu Früchten entwickeln, ist zuweilen der Bau der Leitbündel, die

in die fruchtbaren Blüten verlaufen, verschieden von dem Bau derer, welche die männlichen oder unfruchtbaren inserieren, so, wie schon erwähnt, bei Calendula und Centaurea. Eine ähnliche Differenz ist in der Zusammensetzung der Leitbündel festzustellen, die in die Scheibenblüten verlaufen, welche nicht zur völligen Ausbildung gelangen, und solcher, die in die fruchtbaren Randblüten von Lindheimera, Silphium, Melampodium (Heliantheae) und Moscharia (Mutisieae) gehen, indem die Leitbündel, die ihren Verlauf in die Röhrenblüten nehmen, aus weniger Elementen zusammengesetzt sind, als die der Zungenblüten. So wurden bei Moscharia in jenen zwei bis drei, bei diesen sechs Tracheiden gezählt. Bei Baccharis und Leontopodium, bei denen die zwittrigen Blüten unfruchtbar sind, bei Gaillardia, bei Cosmos, Coreopsis, Bidens, Rudbeckia, Helianthus, Spilanthes, Verbesina, bei Xeranthemum, Atractylis, Tyrimnus, bei Sphenogyne und Cryptostemma mit unfruchtbaren Zungen- und fruchtbaren Röhrenblüten und schliesslich bei Tussilago und Petasites, bei denen die mittleren Scheibenblüten nicht zur vollen Entwickelung gelangen, konnte kein Unterschied im Bau der Leitbündel an der Ansatzstelle der Blüten festgestellt werden.

Die vorstehende Übersicht ergibt, dass in den Arten der einzelnen Tribus die Leitbündel eben unterhalb der Epidermis nach einem einheitlichen Typus verlaufen. Wir unterscheiden dem Bau nach kollaterale, in Einzahl die Blüten inserierende (Astereen), konzentrische, die aus einer Vereinigung zweier kollateraler hervorgegangen sind, (Vernonieen, Eupatorieen, Inuleen, Heliantheen z. T., Anthemideen, Mutisieen), kollateral gebaute, die zu vieren (Heliantheen z. T., Calenduleen, Carduinen) und solche, die zu fünfen (Senecioneen, Arctotideen, Echinopsidinen, Carlininen und Cichorieen), z. T. unter Zusammenschluss zu einem konzentrischen in die Blüten gehen. Es herrscht bei den Leitbündeln an der Insertion der Blüten die Zahl fünf vor, entsprechend der Zahl der Blumenkronblätter, nur bei einer Subtribus, den Centaureinen, wird sie überschritten, sonst sinkt sie auf vier, drei, zwei oder eins. Dass bei den meisten untersuchten Arten eine Vereinigung von kollateralen Bündeln zu einem einzigen konzentrischen auftritt, mag darin seinen Grund haben, dass es für das Abbrechen der

Früchte vom Blütenboden vorteilhaft ist, wenn die Ansatzstelle eine möglichst kleine Fläche ist, was z. T. dadurch erreicht wird, dass das zwischen den kollateralen Bündeln liegende Grundgewebe durch die Vereinigung dieser verdrängt wird.

Bicollaterale und markständige Leitbündel einiger Cichorieenarten. — Während bei der grossen Mehrzahl der Kompositen die Leitbündel kollateral gebaut sind, kommen nach Krüger (Der anatomische Bau des Stengels bei den Compositae Cichoriaceae) auch bikollaterale Leitbündel und markständige Phloemstränge vor. Es sind zuerst von Hanstein (Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde) im Mark der Cichorieen Siebbündel „in kleinem Abstande von den Gruppen der Spiralgefässe nach innen zu" gefunden worden. Diese können bei Arten von Scorzonera, Sonchus, Tragopogon, Mulgedium und Lactuca so nahe an den Holzteil der Leitbündel heranrücken, dass diese ein bikollaterales Aussehen bekommen. Krüger sieht nun bei Arten der genannten Gattungen die Leitbündel für bikollaterale an, und zwar aus dem Grunde, weil „innerhalb eines aus bikollateralen Gefässbündeln bestehenden Bündelkreises noch besondere markständige Stränge auftreten, diese also nicht einfach ins Mark verlegte Innenphloemstränge der äusseren Gefässbündel sind, und zweitens erweist sich die verschiedene Lagerung und Zusammensetzung der inneren Phloempartien als so konstant, dass sehr wohl an eine Trennung in markständiges und zum äusseren Bündelkreise gehöriges Phloem zu denken sei . . . Stets aber lässt sich an der radiärsymmetrischen Lagerung des inneren Phloems und dem Umstande, dass in älteren Teilen das zwischenliegende Grundgewebe verholzt und so eine Verbindung herstellt, die Zusammengehörigkeit erkennen." Nun hat aber Vuillemin (Tige des Composées) gefunden, dass diese Phloemstränge, die er „satellites" nennt, dem kollateralen Leitbündel, dessen Xylem sie anliegen, nicht immer folgen, wie es der dem Mark zugekehrte Siebteil des wirklichen bikollateralen Leitbündels tut. Er machte nämlich die Beobachtung, dass der innere Siebteil des bikollateral aussehenden Leitbündels an der Insertion der Blätter im Stengel zurückbleibt. Er sagt hierüber: „Lorsque les

faisceaux conjugués munis d' un satellite libérien s'échappent dans les feuilles, ce dernier s'arrête pour contribuer à combler l'anneau normal du cylindre central, si le foliaire est latéral. Si le foliaire est médian, le satellite entrainé jusqu'au niveau où s'insère le bourgeon, est englobé dans sa formation. En conséquence, il se fragmente en un certain nombre de masses qui contribuent à constituer en partie le liber normal du bourgeon, en partie celui de la tige mère dans la lacune due au départ du foliaire." Damit scheint also bewiesen zu sein, dass die inneren Phloemstränge nicht als Teile der sogenannten „bikollateralen" Leitbündel aufzufassen sind. Dafür scheint auch eine Beobachtung zu sprechen, die ich an der Ansatzstelle der Blüten gemacht habe. Bei Tragopogon floccosus, Tragopogon orientalis, Scorzonera hispanica und Lactuca virosa, deren Leitbündel im Stengel nach Krüger „bikollateral" gebaut sind, wurden an der Blüteninsertion nur kollateral gebaute Leitbündel nachgewiesen. Bei den sogenannten „bikollateralen" wird der nach dem Mark zu liegende Siebteil von Milchröhren eingeschlossen, und es wäre anzunehmen, dass diese, wenn die Leitbündel tatsächlich bikollateral gebaut wären, auch an der betreffenden Stelle noch nachzuweisen wären; hingegen wurden die Milchröhren an der Ansatzstelle der Blüten nur dorsal von den Siebteilen gefunden. Bei Scorzonera hispanica, Tragopogon floccosus und Tragopogon orientalis konnten ebenfalls die innerhalb der Leitbündel im Mark zerstreut liegenden Phloemstränge an der Ansatzstelle der Blüten nicht mehr nachgewiesen werden; sie waren ebenso wie die an die kollateralen Leitbündel sich anschliessenden inneren Siebteile nur bis zur halben Höhe des Blütenbodens anzutreffen. Somit scheint es nach den Beobachtungen Vuillemins und den vorstehenden Untersuchungen ebenso angebracht zu sein, die in der Nähe der kollateralen Leitbündel gelegenen Siebteile ebenso wie die im Mark zerstreuten als selbständige Phloemstränge anzusehen, als von bikollateralen Leitbündeln zu reden.

Sekretionsorgane. — Wie im Verlauf der Leitbündel, so weist der Blütenboden bei Vertretern der einzelnen Subtribus auch in der Lage der Sekretionsorgane mannigfache Verschiedenheiten auf. In ihrem Verlauf haben Sekretgänge und Leitbündel

das gemeinsam, dass sie nie durch die Mitte des Blütenbodens gehen; vielmehr bleiben die Sekretionsorgane, einerlei ob sie ausserhalb oder innerhalb des von den Leitbündeln gebildeten Kreises im Stengel liegen, stets in deren Nähe. Bei Kompositen, in deren Blütenstandsachse Sekretgänge verlaufen, sind diese auch in den Hüllblättern nachzuweisen. Im übrigen (vergl. hierüber Daniel, Bractées de l'involucre des Composées) finden sich insofern Unterschiede, als die Sekretionsorgane in die Blüten, in Spreublätter und Blüten, nur in die Spreublätter verlaufen oder im Blütenboden endigen können. Die Sekretionsorgane der Kompositen zerfallen ihrem Inhalt nach in anastomosierende Milchröhren (Vernonieen und Cichorieen), in isolierte Gänge mit schleimigem und milchigem Inhalt (Carlininen und Carduinen) und Ölgänge (die übrigen Tribus und Centaureinen). Alle Sekretionsorgane gehören nach van Tieghem (Sur la situation de l'appareil sécréteur dans les Composées, 1883) der primären Rinde und dem sekundären Phloem an, nur ausnahmsweise sind von Vuillemin (Tige des Composées) bei Ambrosia trifida Ölkanäle im primären Phloem und bei Hieracium Pilosella Milchröhren im primären Siebteil gefunden worden. Im übrigen sind von Col (Quelques recherches sur l'appareil sécreteur des Composées) eingehende Studien über die Sekretionsorgane der Kompositen gemacht worden. Auf seine Untersuchungen und auf das diesen angefügte Literaturverzeichnis der Arbeiten über die Sekretionsorgane der Kompositen mag hier verwiesen werden. Abgesehen von Untersuchungen über die Lage der Sekretgänge in der Blütenstandsachse, die nur die Angaben Cols bestätigten, wurden von mir über ihren Verlauf im Blütenboden folgende Beobachtungen gemacht.

Vernonieae. — Vernonia anthelmintica: Blütenboden ohne Sekretionsorgane.

Eupatorieae. — Eupatorium cannabinum: Ölgänge, die nur ausserhalb des Leitbündelkreises liegen, endigen eben unterhalb der Epidermis des Blütenbodens, verlaufen also nicht in die Blüten. — Ageratum conyzoides: Ölgänge liegen dorsal und ventral der Leitbündel und inserieren neben den Leitbündeln die Blüten.

Astereae. — Die Ölgänge der untersuchten Astereen liegen nur dorsal von den Leitbündeln. Bei der Spreublätter tragenden Achnophora enthalten diese ebenso wie die Blüten Ölkanäle. Die übrigen untersuchten Arten, die der Spreublätter entbehren, weisen einen verschiedenen Verlauf der Sekretgänge auf. — 1. Solidaginae: Solidago procera und Bigelovia teretifolia: Ölgänge endigen im Blütenboden, Xanthocephalum gymnospermoides: Sekretionsorgane gehen in Begleitung der Leitbündel in die Blüten. — 2. Bellidinae: Während bei Brachycome iberidifolia die Ölgänge die Blüten inserieren, gehen sie bei Bellis perennis nur in die Hüllblätter. — 3. Asterinae: Hier verhalten sich die einzelnen Vertreter im Verlauf der Sekretionsorgane verschieden von einander; z. B. begleiten die Ölgänge bei Erigeron littoralis, Biotia macrophylla, Felicia tenella, Calimeris incisa, Aster macrophyllus die Leitbündel in die Blüten hinein, während sie bei Charieis heterophylla nur die Hüllblätter durchziehen.

Inuleae. — 1. Filaginae: Filago germanica, Evax pygmaea: Infloreszenz ohne Sekretgänge. — 2. Gnaphalinae: Gnaphalium margaritace, Leontopodium alpinum, Antennaria alpina, Helipterum Manglesii, Helichrysum bracteatum, Ammobium alatum: Köpfchen ohne Sekretionsorgane. — 3. Inulinae: Inula hirta, I. squarrosa, I. Oculus Christi, I. Conyza, I. salicina ohne Sekretgänge im Blütenboden; bei Inula Helenium und Pulicaria dysenterica, wo solche dorsal von den Siebteilen liegen, verlaufen sie nur in die Hüllblätter, ohne dass sie den Blütenboden durchziehen. — 4. Buphthalminae: Buphthalmum maritimum, B. salicifolium, Telekia speciosa: Die ausserhalb des Phloems liegenden Ölkanäle durchziehen in Begleitung der Leitbündel den Blütenboden, inserieren aber nicht die Blüten, sondern nur die Spreublätter.

Heliantheae. — 1. Lagascinae: Die Sekretgänge, die dorsal und ventral von den Leitbündeln verlaufen, begleiten diese durch den Blütenboden erster und zweiter Ordnung, durchziehen auch die Hüllblättchen des einfachen Köpfchens, gehen aber nicht in die Blüten. — 2. Ambrosinae: Bei Ambrosia artemisiaefolia,

Xanthium Strumarium und Iva xanthifolia verlaufen die dorsal und ventral von den Leitbündeln der Blütenstandsachse liegenden Ölkanäle in Blüten und Spreublätter. — 3. Bei Arten der Verbesinae, Galinsoginae, Melampodinae und Zinniae werden nur die Spreublätter, nicht die Blüten von den teils dorsal und ventral, teils nur dorsal von den Leitbündeln liegenden Ölkanälen durchzogen. Ausserhalb und innerhalb des Leitbündelringes finden wir die Sekretionsorgane z. B. bei Rudbeckia laciniata, Helianthus annuus, Siegesbeckia orientalis, Spilanthes oleracea, Echinacea purpurea, Melampodium divariatum, Silphium perfoliatum, Lindheimera texana, Sogalgina trilobata, Heliopsis laevis, nur dorsal bei Verbesina alata, Actinomeris alternifolia und Zinnia multiflora. — 4. Coreopsidinae: Bei Guizotia oleifera, Cosmos bipinnatus, Dahlia variabilis und Coreopsis tinctoria inserieren die dorsal und ventral von den Leitbündeln der Blütenstandsachse liegenden Ölkanäle, Spreublätter und Blüten, während bei Bidens ferulaefolius die Sekretgänge nur dorsal von den Leitbündeln verlaufen. Dieselbe Beobachtung findet sich bei Hofmann (Engler und Prantl „Natürliche Pflanzenfamilien"). — 5. Madinae: Madia sativa ohne Ölkanäle im Köpfchen.

Helenieae. — 1. Heleninae: Gaillardia pulchella, Helenium autumnale, Cephalophora aromatica, Broteroa trinervata ohne Sekretionsorgane im Köpfchen, Lasthenia glabrata mit Ölkanälen dorsal von den Leitbündeln; die Sekretgänge verlaufen in die Blüten. — 2. Tagetinae: Tagetes patulus: Vergl. Lasthenia.

Anthemideae. — Bei den untersuchten Vertretern der Antheminae und Chrysantheminae finden sich die Ölkanäle nur ausserhalb des Leitbündelkreises ausser bei Artemisia Absinthium, wo die Sektretionsorgane auch im Mark verlaufen. Bei den Spreublätter tragenden Antheminae wie Achillea, Santolina, Anthemis, Lonas, Anacyclus und Cladanthus werden nur die Spreublätter, nicht die Blüten von diesen durchzogen; von dèn spreublattlosen Chrysantheminae verlaufen bei Cotula aurea und Cenia turbinata die Sekretionsorgane in die Blüten, während sie bei Chrysanthemum und Artemisia einige Zellen unterhalb der Epidermis des Blütenbodens endigen. In den Blüten der

Anthemideen finden sich wohl Ölschläuche, die aber nicht mit den Ölgängen des Blütenbodens zusammenhängen.

Senecioneae. — Die untersuchten spreublattlosen Gattungen der Senecioninae wie Senecio, Doronicum, Arnica, Ligularia, Cineraria, Tussilago nnd Petasites besitzen Ölkanäle, die nur dorsal von den Leitbündeln der Blütenstandsachse liegen. Sie verlaufen in Begleitung der Leitbündel in die Blüten.

Calenduleae. — Calendula stellata und Dimorphoteca pluvialis ohne Sekretgänge im Köpfchen.

Arctotideae. — Cryptostemma calendulacea und Sphenogyne anthemoides: Köpfchen ohne Sekretionsorgane.

Cynareae. — 1. Echinopsidinae: Echinops banaticus: Köpfchen ohne Sekretgänge. — 2. Carlininae: Carlina acaulis, Chardinia xeranthemoides, Atractylis cancellata: Sekretlücken mit schleimigem und milchigem Inhalt, die innerhalb der Stärkescheide, zwischen dieser und dem Siebteil liegen, durchziehen den Blütenboden in Begleitung der Leitbündel und endigen im Rezeptakulum. Bei Chardinia inserieren sie die Spreublätter. Xeranthemum annuum weist keine Sekretionsorgane im Köpfchen auf. — 3. Carduinae: Silybum Marianum, Tyrimnus leucographus, Cirsium tuberosum und Galactites tomentosa: Die Sekretlücken liegen analog denen der Carlininen in der Blütenstandsaxe nur ausserhalb des Leitbündelkreises, bei Carduus acanthoides, Cousinia Hystrix und Onopordon Acanthium verlaufen diese auch ventral von den Leitbündeln. Bei allen untersuchten Carduinen endigen die Sekretgänge im Blütenboden. — 4. Centaureinae: Cnicus benedictus, Crupina Crupinastrum, Centaurea cyanus, Serratula radiata und Kentrophyllum lanatum besitzen Ölgänge, die dorsal von den Leitbündeln liegen. Einige Arten von Centaurea, wie Centaurea pulchra, C. ruthenica und Rhaponticum pulchrum weisen solche auch im Mark auf. Die Ölgänge begleiten die Leitbündel in die Blüten. Die Spreuborsten werden nie von Sekretgängen durchzogen.

Mutisieae. — Moscharia pinnatifida: Keine Sekretionsorgane im Köpfchen.

Cichorieae. — Sämtliche untersuchten Gattungen der Cichorinae, Crepidinae und Leontodontinae besitzen Milchröhren, deren Lage dieselbe ist wie der der Sekretlücken der Carduinen; bei einigen Scorzonera-, Tragopogon- und Lactucaarten umlagern sie auch die markständigen Phloemstränge. Bei den spreublattlosen Cichorieen durchziehen die Milchröhren die Blüten, bei Hypochoeris mit spreublättrigem Blütenboden finden sie sich auch in den Spreublättern.

Bei Kompositen, in deren Blütenstandsachse die Sekretionsorgane ventral und dorsal von den Leitbündeln verlaufen, wie bei Arten der Eupatorieen, Heliantheen und Cynareen konnten an der Ansatzstelle der Blüten solche zwischen den Holzteilen der einzelnen Leitbündel nicht festgestellt werden.

Vorstehende Übersicht zeigt, dass sich erhebliche Mannigfaltigkeiten im Verlauf der Sekretionsorgane des Blütenbodens vorfinden sogar bei Arten derselben Subtribus (vergl. Eupatorium und Ageratum, sowie die Astereen). Ferner geht aus den vorstehenden Beobachtungen hervor, dass die Spreuborsten nie, die Spreublätter stets von Sekretionsorganen durchzogen werden, falls solche überhaupt im Köpfchen angetroffen werden.

Spreublätter. — Über die Lage der Sekretionsorgane und den Verlauf der Leitbündel in den Spreublättern sind bisher nur wenige Untersuchungen angestellt, daher mag hier etwas näher darauf eingegangen werden. (Vergl. die Übersicht über die Härchen der Epidermis). Nach Daniel (Structure comparée de la foliole de l'involucre des Cynarocéphales et généralités sur les Composées) ist in den Spreublättern eine Reduktion des Mesophylls, des Chlorophylls, der Leitbündel, der Stereome und der Sekretionsorgane gegenüber den betreffenden Teilen in den Hüllblättern festzustellen. Als Grund für die Reduktion des Chlorophylls macht er in der genannten Schrift folgende Angabe: Dans les bractées mères des fleurs où la compression ajoute ses effets à ceux de l'obscurité, à cause du développement de la graine, on observe un parenchyme homogène, arrondi, incolore." Wenn Daniel schreibt: „Les dégradations que les paillettes subissent, portent: Sur les éléments libéroligneux,

qui, bien réduits déjà dans les paillettes, ne se différencient plus en bois et liber ou ne se forment pas", so bezieht sich das wohl nur auf die Spreuborsten der Cynareen; bei sämtlichen untersuchten Spreublättern ausser denen von Gaillardia, bei der Warming (Die Blüte der Kompositen) auch von Spreuborsten spricht, und Sphenogyne, habe ich die Leitbündel normal entwickelt gefunden. Ebenso verdient der Satz: „Les dégradations que les pailletes subissent, portent: Sur les canaux sécréteurs, qui dans la grande majorité des cas ne se différencient plus", insofern eine Einschränkung, als auch hier bei den Spreublättern sämtlicher untersuchten Corymbiferen und Cichorieen, ausser von Gaillardia und Sphenogyne vollkommen ausgebildete Sekretionsorgane gefunden wurden.

Die Spreublätter finden sich hauptsächlich bei Inuleen, Heliantheen, Antheminen und Carlininen, bei den übrigen Subtribus kommen sie nur vereinzelt vor, bei Helenieen und Calenduleen fehlen sie gänzlich. Die Spreublätter werden allseitig von einer einschichtigen Epidermis begrenzt, die mehr oder minder verholzen kann, und zwar findet sich die Verholzung meistens von dem Stadium ab, wo die Pflanzen zur Blüte gelangt sind. Solche Verholzungen der Epidermis zugleich mit dem Grundgewebe, die durch Rotfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure nachgewiesen wurden, wurden z. B. bei den Spreublättern von Buphthalmum, Ambrosia, Melampodium, Silphium, Zinnia, Verbesina, Dahlia, Sogalgina, Gaillardia, Antheminen, Sphenogyne, Moscharia und bei den Spreuborsten der Cynareen beobachtet. In der Epidermis der Spreublätter von Cosmos, Zinnia, Helianthus und Ximenesia wurden, z. T. unregelmässig zerstreut, besonders an ihrer Spitze Zellen mit schwarzgefärbtem Inhalt gefunden, wie sie auch in den Oberhautzellen des Blütenbodens vorkommen. Unter der Epidermis mancher Spreublätter findet sich sklerenchymatisches Gewebe, wie Daniel es bei Buphthalmum, Helianthus, Bidens, Anthemis, Santolina, Scolymus und anderen gefunden hat; darunter liegen homogenes Grundgewebe, Leitbündel und Sekretgänge. Über den Verlauf der Leitbündel, den der Sekretionsorgane, sowie über das Chlorophyll habe ich folgende Beobachtungen gemacht.

Astereae. — Achnophora: Das lanzettliche Spreublatt, das am Rande gekerbt ist, wird von einem Leitbündel, das sich nicht verzweigt, in Begleitung eines Ölganges durchzogen. Chlorophyll findet sich nur in der Umgebung des Leitbündels, besonders im unteren Teil des Spreublatts und zwar an seiner Rückseite.

Inuleae. — Evax pygmaea : Die Spreublätter stehen meistens nur vor den Randblüten. Ein Leitbündel durchzieht, ohne sich zu verzweigen, die untere Hälfte des oben spitz zulaufenden, ganzrandigen Spreublatts; Chlorophyll findet sich auf der Dorsalseite in der Umgebung des Leitbündels. Sekretionsorgane finden sich nicht im Köpfchen. — Filago germanica: Wir begegnen hier denselben Verhältnissen wie bei Evax, nur verzweigt sich das Leitbündel an seinem Ende in der Mitte des Spreublatts. — Ammobium alatum: Das am oberen Rande gezackte Spreublatt wird von einem unverzweigten Leitbündel durchzogen, Chlorophyll wurde nicht angetroffen. Das Köpfchen von Ammobium entbehrt der Sekretionsorgane überhaupt. — Buphthalmum salicifolium: Ein unverzweigtes Leitbündel und ein Ölgang durchziehen das oben zugespitzte, mit Härchen besetzte, ganzrandige Spreublatt, das an der Spitze und in der Nähe des Ölgangs Chlorophyll aufweist.

Heliantheae. — Ambrosia artemisiaefolia: Das langzugespitzte Spreublatt wird von einem Leitbündel mit Ölgang durchzogen, auf der Rückseite finden sich Härchen und Chlorophyll. — Iva xanthifolia: Vergl. Ambrosia. — Melampodium divariatum: Im Spreublatt finden sich fünf Leitbündel, von denen nur neben dem mittelsten ein Ölgang einherläuft. Sie verzweigen sich unter Anastomosenbildung. Chlorophyll auf der Rückseite. — Lindheimera texana: Spreublatt auf der Rückseite mit Härchen besetzt, am Rande gekerbt, Chlorophyll auf der ganzen Dorsalseite, Ölgänge in Begleitung der vier Leitbündel, die sich sofort nach Eintritt in das Spreublatt ohne Anastomosenbildung verzweigen. — Silphium perfoliatum: Ein Leitbündel tritt ein, das sich nach der Spitze zu unter Bildung von Anastomosen verzweigt. Ölkanäle verlaufen im Spreublatt neben dem Leitbündel und auch unabhängig von ihm. Auf der Rückseite Härchen

und Chlorophyll nur an der Spitze. — Zinnia multiflora: Der Rand des Spreublatts ist an der Spitze gezackt. Ein Leitbündel tritt ein, das nach jeder Seite drei Zweige aussendet, die unverzweigt bleiben. Nur das Hauptleitbündel wird von einem Ölgang begleitet. An der Spitze des Spreublatts stehen auf der Rückseite Härchen; Chlorophyll findet sich ebendort und in der Nähe der Leitbündel. — Heliopsis laevis: Drei Leitbündel, von denen nur neben dem mittelsten ein Ölgang einherläuft, inserieren das am oberen Rande gezackte Spreublatt. An der Spitze verzweigen sich die Leitbündel unter Anastomosenbildung. Auch hier liegen die Chlorophyll führenden Zellen auf der Rückseite. — Helianthus mollis: Das lanzettliche, ganzrandige Spreublatt, das auf seiner Rückseite Härchen und chlorophyllhaltige Zellen aufweist, wird von einem unverzweigten Leitbündel durchzogen, das von einem Sekretgang begleitet wird. Neben diesem verlaufen im unterem Teile des Spreublatts je zwei Ölgänge. — Harpalium rigidum: Vergl. Helianthus. Nur finden sich hier mehr Ölgänge, und das Leitbündel verzweigt sich an der Spitze des Spreublatts. — Verbesina alata: Vier Leitbündel treten in das wie bei Lindheimera gestaltete Spreublatt ein, nur verzweigen sich hier die Leitbündel stärker als bei jenen. — Ximenesia encelioides: Von den drei eintretenden Leitbündeln wird nur das mittlere von einem Ölgang begleitet. Die Rückseite zeigt Chlorophyll und ist mit Härchen besetzt. Die Leitbündel verzweigen sich nicht. — Spilanthes oleracea: Das Spreublatt weist dieselben Verhältnisse wie Ximenesia auf, abgesehen davon, dass die Ölgänge auch die seitlichen Leitbündel begleiten. Diese verzweigen sich unter Bildung von Anastomosen ebenso wie das mittlere an der Spitze des Spreublatts. — Siegesbeckia orientalis: Vergl. Spilanthes. — Actinomeris alternifolia: Acht von Ölkanälen begleitete Leitbündel durchziehen, ohne sich zu verzweigen, die Spreublätter. — Rudbeckia laciniata: Ein von einem Ölkanal begleitetes, medianes Leitbündel und zwei laterale Ölgänge treten in das Spreublatt ein. Das Leitbündel verzweigt sich an der Spitze unter Anastomosenbildung; in demselben Teile befinden sich die chlorophyllhaltigen Zellen und Härchen. Echinacea purpurea: Spreublatt mit einem unverzweigten Leit-

bündel und Ölgang, auf der Rückseite chlorophyllhaltige Zellen, keine Härchen. — Cosmos bipinnatus: Das lanzettliche ganzrandige Spreublatt wird von vier unverzweigten Leibündeln, die von je zwei Ölgängen begleitet werden; durchzogen; auf der Rückseite des Spreublättchens wurden chlorophyllhaltige Zellen angetroffen. Der Inhalt der Zellen, die die Ölgänge einschliessen, ist in den Spreublättern, wie auch im Blütenboden ähnlich wie in den früher erwähnten Epidermiszellen schwarz gefärbt. — Dahlia variabilis: Das ganzrandige Spreublatt wird von zehn bis zwölf Leitbündeln, die von je zwei Ölgängen begleitet werden, durchzogen. Im oberen Teil der Dorsalseite wurden chlorophyllhaltige Zellen gefunden. — Bidens ferulaefolius: Das wenig zugespitzte, ganzrandige Spreublatt weist dieselben Verhältnisse wie Cosmos auf. Nur ist der Inhalt der die Ölgänge einschliessenden Zellen nicht gefärbt, und ausserdem ist die Spitze des Spreublatts mit kleinen Erhebungen besetzt. — Coreopsis tinctoria: Ein unverzweigtes, von zwei Ölkanälen begleitetes Leitbündel durchzieht das ganzrandige, spitz zulaufende Spreublatt, das auf der Rückseite Chlorophyll enthaltende Zellen aufweist. — Guizotia oleifera: Fünf unverzweigte Leitbündel finden sich in dem oben wenig zugespitzten Spreublatt. Die Rückseite, auf der sich die chlorophyllhaltigen Zellen befinden, ist mit Härchen besetzt. — Madia sativa: Die Spreubläter umgeben nur die Randblüten. Sie sind auf der ganzen Dorsalseite mit Härchen von drüsigem Charakter besetzt. Mehrere Leitbündel treten ein und verzweigen sich reichlich. Das Spreublatt unterscheidet sich insofern von dem der vorhergenannten Heliantheen, als es aus zwei kielförmigen Hälften besteht, die gleichsam durch eine senkrecht verlaufende Naht zusammengehalten werden. Köpfchen ohne Sekretgänge.

Helenieae. — Gaillardia pulchella: Warming bezeichnet in seiner „Blüte der Kompositen“ die zwischen den Blüten stehenden rudimentären Blättchen als Spreuborsten, die kein Leitbündel enthalten. Sie weisen keine Behaarung auf, ebenso entbehren sie des Chlorophylls. Sekretgänge fehlen im Köpfchen.

Anthemideae. — Santolina Chamaecyparissus: Ein Leitbündel, von einem Ölgang und chlorophyllhaltigem Gewebe begleitet, durchzieht das Spreublatt bis zu seiner Spitze, wo es mit Härchen besetzt ist. — Cladanthus proliferus: Vergl. Santolina. In der Verteilung der chlorophyllhaltigen Zellen ist insofern ein Unterschied gegenüber jenem vorhanden, als bei Cladanthus etwa in der Mitte der Rückseite des Spreublatts zwei ellipsenförmige Partien Chlorophyll enthalten. — Anacyclus radiatus: Das lang zugespitzte Spreublatt wird von einem unverzweigten, von chlorophyllhaltigen Zellen und einem Ölgang begleiteten Leitbündel durchzogen. Härchen fehlen. — Anthemis rigescens: Vergl. Anacyclus. Spreublatt weniger zugespitzt. — Achillea millefolium: Vergl. Anacyclus. — Lonas inodora: Vergl. Anacyclus. Nur ist das Spreublatt an der Spitze abgerundet und auf der Dorsalseite mit warzenartigen Erhebungen besetzt.

Arctotideae. — Sphenogyne anthemoïdes: Das Spreublatt gleicht dem von Gaillardia, indem es keine Leitbündel und Chlorophyll aufzuweisen hat. Es ist an der Spitze gleichsam abgeschnitten und am Rande etwas gekerbt. Köpfchen ohne Sekretgänge.

Cynareae. — In der Subtribus Carlininae macht sich ein Übergang von den Spreublättern zu den Spreuborsten bemerkbar, den Warming in seiner „Blüte der Kompositen“ folgendermassen beschreibt: „Chardinia xeranthemoides: Die innersten Involukralblätter, die an der Spitze einen trockenhäutigen Rand besitzen, stützen die weiblichen Blüten; die nach dem Innern des Köpfchens zu folgenden Zwitterblüten werden von Bracteen gestützt, die schmaler und spatelförmig-lanzettlich werden; weiter nach innen werden die Spreublätter am Hautrand kurz zerschlitzt, dann tiefer geteilt. In der Mitte des Blütenbodens stehen schmal lineare, hyalinische oder wenig grünliche Blättchen ohne bestimmte Ordnung, von denen mehrere zu einer Blüte gehören“. Es wurde von mir beobachtet, dass die Spreublätter von Leitbündeln, die sich am Ende wenig verzweigen, und von Sekretgängen durchzogen werden. An der Rückseite finden sich Zellen, die Chlorophyll enthalten, dagegen keine

Härchen. Die inneren Spreublätter enthalten weniger Leitbündel. — Xeranthemum radiatum: Nach Warming findet hier eine ähnliche Reduktion der Spreublätter statt wie bei Chardinia. Hier werden diese nicht mehr von Leitbündeln inseriert, ebenso fehlt das chlorophyllhaltige Gewebe. Sekretionsorgane finden sich bei Xeranthemum nicht vor. — Atractylis cancellata: Warming sagt von den Spreublättern, dass jede Blüte von einer Masse sehr stark geteilter, am Grunde membranartiger Organe umgeben wird. Auch hier sind, wie bei Xeranthemum, keine Leitbündel und Sekretgänge in den Spreublättern mehr nachzuweisen; ferner sind sie chlorophylllos. An der Spitze sind die Spreublätter mit Härchen besetzt. — Carlina acaulis: Spreublätter an der Spitze zerschlitzt, im übrigen vergl. Atractylis; nur fehlen hier die Härchen. — Carduinae, Centaureinae, Echinopsidinae: Die Spreuborsten sind lang zugespitzte, chlorophylllose Organe, vergleichbar den früher beschriebenen Härchen des Blütenbodens gewisser Cichorieen (vergl. Catananche). Sie enthalten nie die Ölgänge der Centaureinen oder die Sekretlücken der Carduinen. Was die Leitbündel angeht, so sind sie nach Daniel (Bractées de l'involucre des Composées) ganz rudimentär geworden, so dass sie sich entweder nicht mehr in Siebteil und Holzteil differenzieren oder sich überhaupt nicht mehr ausbilden. Er sagt darüber: „Enfin, le faisceau rudimentaire peut manquer dans certaines soies, le parenchyme subsistant". „Le terme ultime de cette dégradation est fourni par les soies de certains réceptacles de Centaurées, d'Echinops, etc., où le parenchyme est disparu. La coupe de ces soies peut donner trois formes: ou les épidermes sont accolés; ou il y a au centre une lacune: dans ce cas, la coupe est ou arrondie ou allongée."

Mutisieae. — Moscharia pinnatifida: Hier besteht insofern ein Unterschied in der Gestalt der einzelnen Spreublätter, als die, welche die Randblüten und den äussersten Kreis der Scheibenblüten umgeben, ähnlich wie bei Madia aus zwei kielförmigen Hälften bestehen. In jede Hälfte tritt ein Leitbündel ein, das sich unter Bildung von Anastomosen reich verzweigt. Chlorophyll enthaltende Zellen finden sich auf der Rückseite. Die inneren Spreublätter sind lanzettlich; Chlorophyll und Leit-

bündel konnten bei diesen nicht nachgewiesen werden. Das Köpfchen enthält keine Sekretgänge.

Cichorieae. — Hypochoeris serioloides, Seriola aetnensis: Die länglich zugespitzten Spreublätter durchzieht ein von Milchröhren begleitetes Leitbündel, das sich an der von Härchen besetzten Spitze des Spreublattes wenig verzweigt. Chlorophyll findet sich hier nur in der Nähe des unteren Teils des Leitbündels an der Rückseite.

Aus vorstehender Übersicht ergibt sich, dass nicht nur eine Reduktion der Spreublätter der Cynareen gegenüber denen der Corymbiferen und Cichorieen stattgefunden zu haben scheint, sondern dass vielleicht auch bei ein und derselben Pflanze die verschiedene Ausbildung der Spreublätter (vergl. die Carlininen und Moscharia) auf das Rudimentärwerden derselben zurückzuführen ist. Aus den oben angeführten Beobachtungen erhellt ferner, dass die Spreublätter der Heliantheen im Gegensatz zu denen der übrigen Corymbiferen und Cichorieen noch am stärksten entwickelt sind. Dies geht hauptsächlich daraus hervor, dass das Chlorophyll nicht nur in den Zellen in der Nähe der Leitbündel angetroffen wird, wie dies bei Achnophora, Evax, Hypochoeris und den Antheminen der Fall ist, sondern in gleicher Verteilung an der Rückseite der Spreublätter. Ferner spricht die Ausbildung der Leitbündel dafür: während die Spreublätter der Heliantheen von mehreren durchzogen werden, die sich meistens noch verzweigen, tritt in die der übrigen untersuchten Spreublätter meist nur ein Leitbündel ein. Ähnlich so verhält es sich mit der Ausbildung der Ölgänge. Es wurde ferner festgestellt, dass bei allen Kompositen mit Sekretionsorganen, deren Spreublätter von Leitbündeln inseriert sind, auch die Sekretgänge diese durchziehen, und wo die Leitbündel fehlen, auch keine Sekretionsorgane angetroffen werden. (Vergl. Sphenogyne und Atractylis.)

Warmings Hypothese über die Abstammung des Köpfchens von der Ähre. — Gehen wir nun noch kurz auf die in der Einleitung schon erwähnte Hypothese Warmings ein, nach der er es für möglich hält, dass Kompositen,

die höhere, mit echten Spreublättern versehene Blütenböden besitzen, von Vorfahren abstammen, deren Blütenstand eine mit Brakteen versehene Ähre war, so ist da, soweit es bei der beschränkten Zahl der zur Untersuchung vorliegenden Kompositen möglich war, festgestellt worden, dass die Mehrzahl der Spreublätter tragenden Heliantheen zugleich einen kegelförmigen Blütenboden besitzt. Wir nennen hier nur die Gattungen Melampodium, Lindheimera, Silphium, Zinnia, Heliopsis, Sogalgina, Spilanthes, Actinomeris, Rudbeckia, Echinacea, Guizotia, Dahlia, Coreopsis. Von den andern mit Spreublättern besetzten Blütenböden sind die von Ammobium, Santolina, Anacyclus, Anthemis, Achillea und Lonas kegelförmig. Damit wäre also eine Stütze für die vorstehende Hypothese Warmings geschaffen. Dagegen ist bei anderen untersuchten Gattungen mit Spreuborsten und Haarbildungen des Köpfchens die Oberfläche des Blütenbodens meist in der Mitte etwas eingesenkt oder eben, es sei hier nur an die sämtlichen untersuchten Cynareen und Cichorieen erinnert. Es ist danach also möglich, dass ein Teil der Kompositen von Vorfahren, die mit Brakteen versehene Ähren besassen, ein anderer von solchen, die Dolden trugen, abstammt.

---

## Physiologisch-chemischer Teil.

---

Inhaltsstoffe der parenchymatischen Zellen. — Die starke Anschwellung der Blütenstandsachse mancher Kompositen z. B. von Helianthus annuus, Cynara Scolymus oder Carlina acaulis lässt wohl die Frage aufkommen, ob der Blütenboden nicht nur als mechanischer Träger der Blüten und Früchte, sondern auch als Reservestoffbehälter fungiere, der eine Zeitlang Vorratsstoffe für Blüten und Früchte aufspeichere. In der Tat wurde zuerst von Pistone e de Regibus (Sull' esistenza

di notevoli quantita de inulina melle brattee del Carciofo comune), in den Köpfchen von Cynara Scolymus, und zwar „in den Brakteen und Blütenmeristemen“ ein Reservestoff in Form von Inulin gefunden. Einige Jahre später entdeckte Daniel (Sur la présence de l'inuline dans les capitules d'un certain nombre de Composées und Bractées de l'involucre des Composées) in einer Anzahl Kompositenköpfchen ebenfalls Inulin, und zwar in den Hüllblättern, im Rezeptakulum, in Spreublättern und Spreuhaaren, im Pappus, in der Blumenkrone und im Samen, wenn er noch in Entwicklung begriffen war; weniger bei Vertretern der Corymbiferen und Cichorieen als bei denen der Cynareen. Daniel nahm das Inulin hauptsächlich in den Leitbündeln des Körbchens wahr; nur wo es in grösserer Menge vorkam, auch im Grundgewebe. In den Hüllblättern fand sich das Inulin besonders in den Teilen vor, welche der Belichtung weniger ausgesetzt waren; daher scheint es Daniel wahrscheinlich zu sein, dass für die Herstellung des Inulins die Dunkelheit förderlich sei. So wurde denn von ihm auch in dem Köpfchen der Cynareen, wo die Hüllblätter dachziegelartig übereinander liegen, so dass das Licht dort schwer eindringt, viel Inulin angetroffen, und aus demselben Grunde enthielten die äusseren Hüllblätter weniger als die inneren. Daniel untersuchte den Blütenboden von Cynareen auf verschiedenen Altersstadien, und zwar vorm Aufblühen, während der Blütezeit und bei völliger Entwicklung der Früchte. Auf dem ersten Stadium wurde gewöhnlich am meisten Inulin gefunden, auf dem zweiten weniger in den Hüllblättern als im Blütenboden; zur Zeit der Fruchtreife war es meist verschwunden. Es wird also zu der Entwicklung der Blüten und Früchte verbraucht. Daniel fasst seine Untersuchungen über das Inulin in Kompositenköpfchen folgendermassen zusammen: „1. L'inuline du capitule des Composées est une réserve de courte durée, entièrement utilisée pour le développement de l'ovaire et pour celui de l'embryon. 2. Rare dans les Chicoracées et les Corymbifères, elle est au contraire caractéristique des Cynarocéphales.“ Die Beobachtungen Daniels werden von Hugo Fischer (Über Inulin, sein Verhalten ausserhalb und innerhalb der Pflanzen)

dahin ergänzt, dass das Inulin sich nicht mehr in reifen Samen vorfindet, sondern bei deren Heranreifen in fettes Öl umgewandelt wird.

Inulin. Über das Vorkommen des Inulins in Blütenböden der Kompositen wurden von mir folgende Beobachtungen gemacht:

Vernonieae. — Vernonia anthelmintica (ausd.),: kein Inulin.

Eupatorieae. — Ageratum conyzoides (einj.), Eupatorium cannabinum (ausd.), E. purpureum (ausd.): kein Inulin; E. ageratoides (ausd.) mit Inulin im Grundgewebe und in den Leitbündeln.

Astereae. — Solidago procera (ausd.), Bigelovia teretifolia (ausd.), Xanthocephalum gymnospermoides (ausd.), Bellis perennis (ausd.), Brachycome iberidifolia (ausd.), Erigeron littoralis (ausd.), Calimeris incisa (ausd.), Charieis heterophylla (einj.), Felicia tenella (ausd.), Aster chinensis (einj.): kein Inulin. Aster acris (ausd.), A. tenuifolius (ausd.), A. Novae - Angliae (ausd.): Inulin im Grundgewebe und in den Leitbündeln. Baccharis halimifolia (ausd.) ohne Inulin.

Inuleae. — Evax pygmaea (einj.), Filago germanica (einj.): ohne Inulin. Ammobium alatum (einj.), Antennaria alpina (ausd.), Helipterum roseum (einj.), H. Manglesii (ausd.) Gnaphalium purpureum (einj.): ohne Inulin. Gn. margaritace (ausd.), Leontopodium alpinum (ausd.), Helichrysum bracteatum (einj.): Inulin im Grundgewebe und in den Leitbündeln. Pulicaria dysenterica (ausd.), P. vulgaris (einj.): kein Inulin. Inula squarrosa (ausd.), I. Helenium (ausd.): Inulin nur in Leitbündeln. (Daniel hat auch im Blütenköpfchen von Inula dysenterica, I. Pulicaria, I. Conyza, I. Vaillantii und Carpesium cernuum Inulin festgestellt, bei Inula Helenium jedoch keins nachweisen können.) Buphthalmum maritimum (ausd.), B. salicifolium (ausd.): Inulin in Leitbündeln.

Heliantheae. — Lagascea mollis (einj.), Ambrosia artemisiaefolia (einj.), Xanthium Strumarium (einj.), Iva xanthifolia (einj.), Melampodium divariatum (einj.), Lindheimera texana

(einj.), Silphium perfoliatum (ausd.), Heliopsis scabra (ausd.) Zinnia multiflora (einj.), Rudbeckia laciniata (ausd.), R. amplexicaule (einj.), Obeliscaria pinnata (ausd.), Echinacea purpurea (ausd.), Verbesina alata (ausd.), Ximenesia encelioides (einj.), Siegesbeckia orientalis (einj.), Spilanthes oleracea (einj.), Helianthus mollis (ausd.), H. annuus (einj.), H. decapitatus (ausd.): kein Inulin. Harpalium rigidum (ausd.): Inulin in Leitbündeln. Guizotia oleifera (einj.), Coreopsis tinctoria (einj.) Dahlia variabilis (ausd.): kein Inulin. Cosmos bipinnatus (einj.), Bidens ferulaefolius (einj.): Inulin in Grundgewebe und Leitbündeln. Sogalgina trilobata (einj.), Madia sativa (einj.): kein Inulin. (Nach Daniel soll Helianthus annuus wenig Inulin in den Brakteen enthalten. Fischer hat vergebens in Köpfchen von Helianthus annuus und Helianthus tuberosus danach gesucht.)

Helenieae. — Lasthenia glabrata (einj.), Gaillardia pulchella (einj.), G. Drummondii (einj.), Helenium autumnale (ausd.), H. californicum (ausd.) Cephalophora aromatica (einj.) Palafoxia texana (ausd.), Broteroa trinervata (einj.), Tagetes signatus (einj.), T. patulus (einj.) ohne Inulin.

Anthemideae. — Achillea magna (ausd.), A. grandifolia (ausd.), A. millefolium (ausd.), A. tomentosa (ausd.), Ptarmica speciosa (ausd.), Santolina Chamaecyparissus (ausd.) Anthemis rigescens (ausd.), A. Cotula (einj.), A. arvensis (einj.), Lonas inodora (einj.), Anacyclus radiatus (einj.), Cladanthus proliferus (einj.), Chrysanthemum Matricaria inodorina (einj.), Chr. Myconis (einj.), Chr. corymbosum (ausd.), Chr. coronarium (einj.), Chr. carinatum (einj.), Chr. roseum (ausd.), Chr. macrophyllum (ausd.), Tanacetum vulgare (ausd.), Cotula aurea (einj.) Cenia turbinata (einj.), Matricaria Chamomilla (einj.), Artemisia Dracunculus (ausd.), A. scoparia (einj.), A. Absinthium (ausd.) ohne Inulin. (Daniel fand Inulin im Köpfchen von Pyrethrum Parthenium.)

Senecioneae. — Tussilago farfara (ausd.), Petasites albus (ausd.), P. officinalis (ausd.), P. niveus (ausd.), Ligularia macrophylla (ausd.), L. sibirica (ausd.), Cineraria geifolia (ausd.), Arnica montana (ausd.), Doronicum australe (ausd.), D. cordatum (ausd.), D. scorpioides (ausd.), D. Pardalianches (ausd.), Senecio

umbrosus (ausd.), S. vulgaris (einj.) ohne Inulin. Senecio alpinus (ausd.), S. artemisiaefolius (ausd.), S. gallicus (einj.): Inulin vorhanden; bei den ersten beiden wurde es nur in Leitbündeln angetroffen, bei letzterem auch im Grundgewebe.

Calenduleae. — Dimorphoteca pluvialis (einj.) ohne Inulin. Calendula stellata (einj.), C. arvensis (einj.) mit Inulin im Grundgewebe und in den Leitbündeln.

Arctotideae. — Sphenogyne anthemoides (einj.), Cryptostemma calendulacea (einj.), Inulin in Leitbündeln und im Grundgewebe.

Cynareae. — Echinops banaticus (ausd.), Chardinia xeranthemoides (einj.), Carlina acaulis (ausd.), Atractylis cancellata (einj.): Inulin im Grundgewebe und in den Leitbündeln. Xeranthemum annuum (einj.) ohne Inulin. Carduus defloratus (zweij.), C. acanthoides (zweij.), C. personata (zweij.), Alfredia cernua (zweij.), Tyrimnus leucographus (zweij.), Onopordon Acanthium (zweij.), Lappa minor (zweij.), Cirsium tuberosum (ausd.), C. Erisithales (ausd.) Cynard Scolymus (zweij): Inulin im Grundgewebe und in den Leitbündeln. Galactites tomentosa (einj.) ohne Inulin. Centaurea montana (ausd.), C. ruthenica (ausd.), C. argentea (ausd.), C. nigrescens (ausd.), C. jacea (ausd.), C. stereophylla (ausd.), C. cyanus (einj.), Amberboa Lippii (einj.), Cnicus syriacus (ausd.), Serratula radiata (ausd.), S. gigantea (ausd.), Kentrophyllum lanatum (einj.): Inulin in Leitbündeln und im Grundgewebe. Crupina Crupinastrum (einj.) ohne Inulin. (Daniel hat ausserdem noch Inulin im Köpfchen von Chamaepeuce, Carduus tenuiflorus, C. nutans und Centaurea Calcitrapa festgestellt.)

Mutisieae. — Moscharia pinnatifida (einj.) ohne Inulin.

Cichorieae. — Catananche coerulea (ausd.) Lapsana communis (einj.), Hedypnois cretica (einj.) Tolpis barbata (einj.), Cichorium Intybus (zweij.), Zacintha verrucosa (einj.), Scorzonera villosa (zweij.), Sc. eriosperma (zweij.), Tragopogon floccosus (zweij.) Tr. orientalis (zweij.), Tr. pratensis (zweij.), Hypochoeris serioloides (einj.), Seriola aetnensis (einj.), Picridium tingitanum (einj.), Urospermum picroides (einj.), Leontodon saxatilis (ausd.),

L. hispidus (ausd.) ohne Inulin. Leontodon hastilis (ausd.), Lactuca perennis (ausd.), L. virosa (ausd.), Prenanthes purpurea (ausd.), Crepis blattarioides (ausd.): Inulin in Leitbündeln und im Grundgewebe. Crepis alpina (einj.), Taraxacum officinale (ausd.), Andryala integrifolia (einj.), Picris hieracioides (ausd.), Chondrilla juncea (ausd.), Sonchus palustris (ausd.) ohne Inulin. Sonchus tenerrimus (einj.), S. fructicosus (einj.), Hieracium stoloniferum (ausd.): Inulin in Leitbündeln und im Grundgewewebe. Hieracium glaciale (ausd.), H. aurantiacum (ausd.), H. Pilosella (ausd.), H. amplexicaule (ausd.) ohne Inulin.

Das Inulin, welches durch 95 % Alkohol in Sphaerokrystallen ausfiel, wurde durch gekreuzte Nicols beobachtet. In Leitbündeln fand es sich, wie es gewöhnlich der Fall ist, im Holzteil und ausserdem in den daran anschliessenden Zellen des Marks niedergeschlagen.

Die vorstehende Übersicht ergibt zunächst eine Bestätigung der Beobachtung Daniels, dass bei Cynareen das Inulin häufiger im Blütenboden auftritt, als bei Corymbiferen und Cichorieen. Von den 186 untersuchten Kompositen wurden bei 55, also 29 %, Inulin gefunden, und zwar allein bei Cynareen in 26 Arten, bei Cichorieen in 8 und bei den Corymbiferen in 21 Arten. Nehmen wir die Kompositentribus aus, von denen nur wenige Arten auf Inulin im Köpfchen untersucht wurden, so stehen, was das Vorkommen dieses Reservestoffes in Blütenböden angeht, die Cynareen an erster Stelle. Von 29 untersuchten Cynareen wurde bei 26 Inulin im Rezeptakulum festgestellt, an zweiter Stelle stehen die Inuleen; hier enthielten von 16 Arten 7 Inulin; an nächster Stelle die Cichorieen, bei denen unter 36 untersuchten Arten nur 8 Inulin im Köpfchen aufwiesen, weiterhin die Senecioneen, Astereen und Heliantheen. Von den 10 untersuchten Helenieen und 26 Anthemideen wurde bei keiner einzigen Inulin im Köpfchen gefunden. Andererseits zeigt die Übersicht, dass bei 15 einjährigen Pflanzen, d. h. 27 % der Kompositen, bei denen Inulin im Köpfchen gefunden wurde, und 21 % der untersuchten einjährigen Korbblütler Inulin im Blütenboden festgestellt wurde. Solche einjährigen Pflanzen ge-

hörten zu den Tribus der Inuleen, Heliantheen, Senecioneen, Calenduleen, Arctotideen, Cynareen und Cichorieen. Die Identität der durch Alkohol ausgefällten Sphaerokrystalle mit Inulin wurde dadurch bewiesen, dass die Krystalle durch kaltes Wasser in einigen Stunden, durch warmes sofort gelöst wurden, ausserdem zeigten sie, durch gekreuzte Nicols betrachtet, bunte Farben und das für Inulinsphaerite charakteristische schwarze Kreuz. Es ist hier also durch Beobachtungen am Blütenboden einjähriger Pflanzen erwiesen, dass Inulin tatsächlich bei einjährigen Kompositen vorkommt. Prantl gibt in seiner Schrift „Das Inulin" nur einen solchen Fall bei einjährigen Pflanzen an, nämlich bei einer Calendula officinalis, die aber am Ende der Vegetationsperiode nicht zu Grunde ging, sondern sich zum Überwintern anschickte, wobei Inulin als Reservestoff auftrat. Grignon (Étude comparée des caractères anatomiques des Lonicerinées et des Asteroïdées) hat bei den einjährigen Centaurea cyanus und Sonchus oleraceus Inulin festgestellt, Daniel bei Kentrophyllum. Die einjährigen Kompositen, bei denen Inulin im Köpfchen gefunden wurde, gingen alle zu Grunde, und es wurde nicht, wie bei der genannten Calendula beobachtet, dass sich eine zum Überwintern anschicken würde. Endlich ersehen wir aus vorstehenden Beobachtungen, dass Arten einer Gattung, wie Hieracium, Leontodon und Aster, hinsichtlich ihres Inulingehalts von einander abweichen können. Wenn vorher in der Übersicht öfters gesagt ist, dass Inulin nur in Leitbündeln des Blütenbodens angetroffen worden sei, so ist damit durchaus nicht gesagt, dass es tatsächlich nur dort vorkommt; denn nach Prantl und Fischer besitzt das Inulin grosse Fähigkeit, durch permeable Membranen hindurch zu diffundieren. Wenn Alkohol in die Gefässe eindringt und die Luft absorbiert, so findet nach Prantl eine Diffusion zwischen dem Alkohol und dem inulinhaltigen Saft der benachbarten Parenchymzellen statt. Aber im ganzen scheint bei den Kompositen, bei denen Inulin zugleich im Grundgewebe und in den Leitbündeln angetroffen wurde, der Inulingehalt grösser zu sein als bei denen, wo solches nur in den Leitbündeln gefunden wurde.

Daniel hatte beobachtet, dass aus inulinhaltigen Köpfchen aus dem Stadium der Fruchtreife und z. T. auch während der Blütezeit das Inulin verschwunden war, ein Befund, der durch meine Untersuchungen an den vorhergenannten Kompositen bestätigt wurde. Gewöhnlich konnte in Blütenböden, wenn die Blüten sich geöffnet hatten, kein Inulin mehr nachgewiesen werden; dagegen erreichte der Inulingehalt sein Maximum stets auf dem Stadium vor dem Aufspringen des Köpfchens, wie dies Daniel auch schon bei Cynara Scolymus gefunden hat. Bei Beobachtungen noch jüngerer Blütenböden stellte es sich heraus, dass bei diesen viel weniger, in vielen Fällen gar kein Inulin vorkommt, vielmehr ist es meistens erst dann wahrzunehmen, wenn die Köpfchen die halbe Grösse der vollentwickelten besitzen. Wir können daher wohl mit Fischer sagen, dass „das Inulin des Köpfchens, entgegen seinem sonstigen Verhalten, eine lange Strecke nach aufwärts gewandert ist und am Endpunkt der Wanderung nicht als solches gespeichert, sondern in eine andere Substanz, in fettes Öl, umgewandelt wird". Damit würde denn auch eine Erklärung dafür gefunden sein, dass Inulin bei einjährigen Pflanzen im Köpfchen vorkommt, während es in unterirdischen Organen solcher Kompositen nirgends gefunden zu sein scheint. Es würde in einem derartigen Fall unverständlich sein, wie das Inulin in unterirdischen Organen eine Rolle als Reservestoff spielen sollte. Zugleich können wir die Erklärung Daniels über das Vorkommen des Inulins im Blütenköpfchen annehmen: „C'est une réserve qui ne diffère de celle que contiennent les racines qu'en ce qu' elle est absorbée presque immédiatement après sa formation".

Stärke. Die mitgeteilten Beobachtungen über Inulin legten es nahe, zu untersuchen, ob der Blütenboden der Kompositen auch andere Reservestoffe, zunächst Stärke, speichere. Es wurden wieder wie bei der Inulinuntersuchung Köpfchen auf drei verschiedenen Entwicklungsphasen beobachtet, zunächst geschlossene, halb entwickelte Inflorenszenzen, dann solche auf dem Stadium des Blühens und schlieslich Blütenböden zur Zeit der Fruchtreife. Stärke, die durch Chloraljod nachgewiesen wurde, wurde

nur auf dem ersten Stadium gefunden, und zwar in den hellgrün gefärbten Chromatophoren des Parenchymgewebes, die, wie Längsschnitte zeigten, in allen Zellen enthalten sind, und in der Stärkescheide der Leitbündel. Es wurden Arten aller Tribus untersucht, und bei allen wurde Stärke auf den frühesten Stadien der Entwicklung des Blütenbodens angetroffen. Es ist kaum anzunehmen, dass in den untersuchten Fällen die Zellen des Blütenbodens selbst assimilieren, da die Hüllblätter ein Eindringen des Lichtes in die Gewebe des Köpfchens meistens verhindern; es sei nur an die Blütenböden der Cynareen erinnert, deren Hüllblätter, die dachziegelartig über einander gelagert sind, das Köpfchen dicht umschliessen, sodass eine Assimilation der Zellen des Blütenbodens bei dem Dämmerlicht, das in diesem herrscht, kaum angenommen werden kann. Allerdings ist es wohl nicht unmöglich, dass bei kleinen Köpfchen die Hüllblätter, wo sie weniger stark entwickelt sind, das Licht durchlassen, sodass das Gewebe des Blütenbodens direkt assimiliert. Es ist in der Mehrzahl der Fälle wahrscheinlich, dass die Stärke nicht direkt durch assimilatorische Tätigkeit der Chromatophoren entstanden ist, sondern dass der in den Geweben der Hüllblätter bereitete Zucker dem Blütenboden zuströmt und hier in Stärke verwandelt wird. Für diese Annahme dürfte auch ein Versuch sprechen, der von mir mit Köpfchen, die samt ihren Hüllblättern verdunkelt wurden, angestellt wurde. Halb entwickelte Infloreszenzen von Erigeron littoralis, Evax pygmaea, Cosmos bipinnatus, Coreopsis tinctoria, Cephalophora aromatica, Anthemis Cotula, Achillea grandifolia, Tanacetum vulgare, Artemisia Absinthium, Moscharia pinnatifida und Lactuca perennis, die durch Stanniolpapier 4—5 Tage vollkommen vom Licht abgeschlossen wurden, zeigten keine Spur von Stärke im Grundgewebe, während gleichzeitig die unverdunkelten Blütenböden der genannten Pflanzen diesen Reservestoff in reichlicher Menge aufzuweisen hatten. Stärke war, wie schon vorher erwähnt, bei allen untersuchten Kompositen im Blütenboden anzutreffen, also auch bei denen, die Inulin enthielten. Es zeigte sich aber, dass sich Inulin und Stärke zugleich in den Parenchymzellen des Rezeptakulum nur vereinzelt vorfinden. Dass in diesen Inulin und Stärke gleich-

zeitig auftreten, wurde nur bei Eupatorium ageratoides, Cosmos bipinnatus und Lactuca perennis beobachtet. In allen übrigen Fällen, wo das Köpfchen Inulin enthielt, wurde Stärke nur in der Stärkescheide der Leitbündel angetroffen. Die Stärke in den Parenchymzellen des Grundgewebes war, abgesehen von den drei erwähnten Fällen, auf der Entwicklungsphase, wo sich Inulin vorfand, nicht mehr nachzuweisen. Versuchen wir nun noch, eine Erklärung dafür zu finden, dass die Stärke zur Zeit der Blüte und der Fruchtreife nicht mehr anzutreffen ist, und dass sie bei Kompositen mancher Tribus früher verschwindet als bei anderen, so zeigt uns da ein Versuch Daniels den Weg. Er legte Köpfchen der Centauree Microlonchus in eine Atmosphäre, die aus 3,12 % $CO_2$, 17,67 % O und 79,20 % N zusammengesetzt war. Nach einer halben Stunde, in der die Temperatur von 33° auf 38° gestiegen war, ergab die Analyse 7,57 % $CO_2$, 13,40 % O und 79,20 % N. Die Erzeugung von Kohlensäure war also ziemlich bedeutend. Daniel kommt daher zu dem Resultat: „Jl y a donc des capitules qui, à une temperature donnée, ont une assimilation plus faible que leur respiration. Ces capitules sont ceux chez lesquels la chlorophylle est le moins abondante, c'est-à-dire ceux qui sont pourvus d'un involucre à verticilles plus nombreux, à bractées mieux imbriquées et non foliiformes où le stéréome prédomine“. Bei anderen, wie bei Inula Helenium überwiegt bei gleichem Versuch die Assimilation. Köpfchen dieser Pflanze wurde in eine Atmosphäre von 12,46 % $CO_2$, 16,66 % O und 70,88 % N bei 33° Temperatur gelegt. Nach 13 Minuten hatte diese sich insofern verändert, als bei gleichem Volumen Stickstoff der Kohlendioxydgehalt auf 11,53 % gesunken und der des Sauerstoffs auf 17,30 % gestiegen war. Analog den Ergebnissen vorstehender Versuche bemerkte ich, dass in Blütenböden, deren Hüllblätter dachziegelartig übereinandergelagert und nur wenig laubblattartig ausgebildet sind, also besonders bei Cynareen, die Stärke im Grundgewebe des Blütenbodens in viel geringerer Menge auftritt und nicht mehr auf soweit vorgeschrittenen Entwicklungsphasen angetroffen wird, wie bei Kompositen, bei denen die Hüllblätter laubblattähnlicher sind, wie bei Helenieen, Anthemideen und Cichorieen. Bei

diesen ist manchmal noch eben vorm Aufspringen des Köpfchens Stärke nachzuweisen.

Rohrzucker. Als Reservestoff würde ferner Rohrzucker in Betracht kommen, der im Blütenboden für die Ernährung der Blüten und Früchte gespeichert werden könnte. Es wurden Köpfchen von Vertretern aller Tribus auf denselben drei Stadien beobachtet wie bei den Inulinuntersuchungen, aber Anhaltspunkte dafür, dass Rohrzucker in dem Gewebe des Rezeptakulum gespeichert werde, ergaben sich nicht bei den Beobachtungen.

Fettes Öl. — Schliesslich blieb noch festzustellen, ob Vorratsstoffe in Form von fetten Ölen im Blütenboden vorkommen. Da ergaben nun Beobachtungen an Inulinen, Echinopsidinen, Carlininen und Carduinen ein positives Resultat. Von den Inulinen zeigten Inula hirta, I. montana, I. Conyza, I. Oculus Christi, I. squarrosa, I. britannica, I. salicina, Pulicaria dysenterica und Carpesium cernuum, dagegen nicht Inula Helenium, von Echinopsidinen Echinops banaticus, von Carlininen Chardinia xeranthemoides, Xeranthemum annuum und Atractylis cancellata, von Carduinen Carduus defloratus, Alfredia cernua, Silybum Marianum, Tyrimnus leucographus, Lappa minor, Cousinia Hystrix, Onopordon Acanthium und Cirsium tuberosum einen Gehalt an fetten Ölen. Bei den genannten Kompositen enthielten alle Grundgewebezellen des Rezeptakulum fettes Öl, das dadurch nachgewiesen wurde, dass die Öltropfen nach einhalbstündigem Kochen in heissem Wasser ungelöst blieben, sich mit Überosmiumsäure schwarzbraun färbten, sich in Äther sofort lösten, in Essigsäure dagegen nicht löslich waren. Ätherische Öle sind im Gegensatz zu den fetten mit Wasserdampf flüchtig und meistens in Essigsäure löslich. Die vorstehenden Kompositen wurden auf denselben drei Stadien beobachtet, wie bei den Inulinuntersuchungen. Bei allen zeigte es sich, dass vor der Zeit der Blüte sämtliche Zellen des Blütenköpfchens mit Öltropfen angefüllt waren; während des Blühens enthalten sie schon viel weniger Öl und hauptsächlich nur in der oberen Hälfte des Rezeptakulum, während beim Heranreifen der Früchte der Gehalt an Öl noch geringer ist und etwa auf das obere Drittel des

Köpfchens beschränkt ist. Schliesslich ist nach dem Abfallen der Früchte alles Öl des Blütenbodens verschwunden. Damit scheint es erwiesen zu sein, dass im Blütenboden der Inulinen, Echinopsidinen, Carlininen und Carduinen fette Öle als Reservestoffe gespeichert werden, die zur Ernährung der Blüten und Früchte verbraucht werden. Öl und Inulin brauchen, wie aus einem Vergleich der vorgenannten Komposíten mit den inulinhaltigen hervorgeht, einander nicht auszuschliessen.

Bedeutung der Leitbündel für die Ernährung der Blüten und Früchte. — Aus den vorstehenden Untersuchungen ergibt sich, dass der Blütenboden der Kompositen hauptsächlich als mechanischer Träger der Blüten und Früchte fungiert, in den ersten Stadien seiner Entwicklung aber zugleich als Reservestoffbehälter angesehen werden kann.

Wenn auf späteren Entwicklungsphasen keine Vorratsstoffe im Grundgewebe mehr gespeichert werden, so muss man annehmen, dass solche den Blüten und Früchten hauptsächlich durch die Leitbündel aus den übrigen Teilen der Pflanze zugeleitet werden. Zwei Tatsachen sprechen für diese Annahme: einmal die verschiedene Ausbildung der Leitbündelendigungen an der Insertion fruchtbarer und unfruchtbarer Blüten, und zweitens der Umstand, dass mit dem Unterschied in der Grösse der einzelnen Achänen ein solcher in der Grösse und Zahl der Leitbündelelemente parallel läuft. Wie im ersten Teil dieser Arbeit schon erwähnt wurde, finden wir bei Calendula und Centaurea eine Differenz zwischen den Zahlen der Leitbündel, die die fruchtbaren und der Zahl derer, welche die männlichen bezw. unfruchtbaren Blüten inserieren. Ferner wurde bei Silphium, Lindheimera, Melampodium und Moscharia festgestellt, dass die Leitbündel, die in die fruchtbaren Blüten eintreten, aus weniger Elementen zusammengesetzt sind als solche, die in die unfruchtbaren gehen. Durch diese Beispiele dürfte erwiesen sein, dass die Ernährung der Blüten zum grossen Teil von der Ausbildung der Leitbündel abhängt, welche die Nährstoffe in die Blüten schaffen. Wenn bei anderen Kompositen, wie bei manchen Heliantheen und Gaillardia mit unfruchtbaren Rand-

blüten ein Unterschied in der Ausprägung der Leitbündel an der Ansatzstelle der fruchtbaren Scheiben- und unfruchtbaren Randblüten nicht festgestellt werden konnte, so ist zu bemerken, dass bei diesen Kompositen die Blumenkronblätter der Zungenblüten bedeutend grösser sind als die der Röhrenblüten, dass erstere demnach auch einer Nahrungszufuhr bedürfen, die wohl von der in die fruchtbaren Blüten nicht merklich abweicht.

Um zweitens direkt zu beweisen, dass es besonders die Leitbündel sind, und weniger das Grundgewebe des Blütenbodens, welche die Blüten und Achänen in späteren Entwicklungsphasen mit Nährstoffen versorgen, wurde die Grösse der Leitbündel und die Zahl ihrer Elemente an der Ansatzstelle von verschieden grossen Früchten von Kompositen derselben Tribus verglichen. Die Blütenböden wurden zu diesem Zweck auf dem Stadium, wo die Früchte etwa halbreif waren, der Achänen beraubt, die Tracheiden an der Abbruchstelle gefärbt, ein Schnitt durch dieselbe gelegt und sowohl der Durchmesser des Leitbündels gemessen, als auch die Tracheiden gezählt. Es wurde aus rein praktischen Gründen mehr auf die Ausbildung des Xylems und die des Phloems geachtet, obgleich letzteres bekanntlich für die Leitung der Stoffe in allererster Linie in Frage kommt. Aus der Länge des Durchmessers wurde dann die Fläche des senkrecht zu dem Leitbündel gelegten Querschnitts berechnet. In dieser Beziehung wurden je zwei Kompositen derselben Tribus verglichen, die in der Grösse ihrer Achänen beträchtlich von einander abwichen. Die Grösse der Früchte mag durch zwei Zahlen angedeutet werden, von denen die erste der Grösse der Längsachse entspricht, die zweite dem Durchmesser des grössten senkrecht zu ihr gelegten Kreises.

(Siehe folgende Tabelle.)

| Tribus | Spezies | Frucht | Durchschnitt d. Leitbündels. | Anzahl der Tracheiden |
|---|---|---|---|---|
| Astereae | Erigeron littoralis | 2 : 1/2 mm | 0,001633 qmm | 23 |
| | Aster salicifolius | 1 : 1/4 | 0,001251 | 15 |
| Inuleae | Helipterum roseum | 3 : 2 | 0,006013 | 15 |
| | Gnaphalium purpureum | 1/2 : 1/4 | 0,000638 | 4 |
| Heliantheae | Helianthus annuus | 9 : 4 | 0,022960 | 23 |
| | Siegesbeckia orientalis | 3 : 1 1/2 | 0,010210 | 9 |
| Helenieae | Tagetes patulus | 7 1/2 : 2 | 0,014700 | 14 |
| | Palafoxia texana | 6 : 1 1/2 | 0,008264 | 11 |
| Anthemideae | Chrysanthemum roseum | 3 : 2 | 0,007289 | 9 |
| | Artemisia vulgaris | 1 : 1/5 | 0,001255 | 2 |
| Senecioneae | Ligularia macrophylla | 3 : 1 1/2 | 0,005740 | 54 |
| | Senecio gallicus | 1 : 1/2 | 0,002540 | 15 |
| Cynareae | Onopordon Acanthium | 5 : 3 | 0,010040 | 42 |
| | Galactites tomentosa | 1 1/2 : 1 | 0,003084 | 12 |
| Cichorieae | Scorzonera villosa | 11 : 2 | 0,040800 | 21 |
| | Hieracium murorum | 3 : 1/2 | 0,001110 | 9 |

Vorstehende Übersicht lässt erkennen, dass mit dem Unterschied in der Grösse der Achänen ein solcher in der Ausbildung der Leitbündel parallel geht, was einmal aus der verschiedenen Grösse der Querschnitte durch die Leitbündel und zweitens aus der Zahl der Leitbündelelemente, in den untersuchten Fällen der Tracheiden, hervorgeht. Aus den erwähnten Untersuchungen, die den zweiten Teil dieser Arbeit ausmachen, ergibt sich das Resultat, dass der Blütenboden der Kompositen in erster Linie als mechanischer Träger der Blüten und Früchte fungiert, und dass er zugleich in den frühesten Entwicklungsstadien als Reservestoffbehälter anzusehen ist, während auf späteren Phasen der Entwicklung hauptsächlich die Leitbündel den Transport der Stoffe in Blüten und Früchte übernehmen.

Zusammenfassung. — Die Epidermis des Blütenbodens mancher Kompositen kann zur Zeit der Fruchtreife verholzen.

Die Härchen der Epidermis, sind, soweit sie überhaupt vorkommen, als eigenartige Bildungen der Epidermis oder als rudimentär gewordene Spreublätter aufzufassen.

Die Leitbündel verlaufen bei den Kompositen nach einem einheitlichen Typus. Das konzentrische Aussehen der Leitbündel an der Ansatzstelle mancher Kompositen ist auf einen Zusammenschluss von mehreren kollateralen zurückzuführen.

Die einzelnen Tribus weisen hinsichtlich des Verlaufs der Sekretionsorgane im Köpfchen Verschiedenheiten auf.

In den Spreublättern sind Leitbündel und Sekretgänge ausgebildet; normal in den Spreuborsten sind die Leitbündel rudimentär geworden oder sie fehlen. Sekretgänge werden bei diesen nicht mehr angelegt.

Der Blütenboden ist in seinen ersten Entwicklungsphasen als Reservestoffbehälter anzusehen, und zwar speichert er Stärke bei allen Kompositen, Inulin hauptsächlich bei Cynareen, fettes Öl bei Inulinen, Echinopsidinen, Carlininen und Carduinen. Rohrzucker wurde auf keinem Stadium der Entwicklung im Blütenboden angetroffen. Auf späteren Entwicklungsphasen versorgen hauptsächlich die Leitbündel die Blüten und Früchte mit Nährstoffen.

# Literatur.

*Brown.* Some observations on the natural family of plants called Compositae (Linn. Transactions 1818, XII).

*Col.* Quelques recherches sur l'appareil sécréteur des Composées (Journ. de Bot. 1899, T. XIII).

*Ders.* Desgl. (Journ. d. Bot. 1901, T. XV).

*Ders.* Desgl. (Thèse de Pharmacie, Paris 1903).

*Ders.* Desgl. (Journ. de Bot. 1903, T. XVII).

*Ders.* Desgl. (Journ. de Bot. 1904, T. XVIII).

*Daniel.* Structure comparée de la foliole de l'involucre des Cynarocéphales et généralités sur les Composées (Bull. Soc. Bot. de France 36, 12e série XI, 1889).

*Ders.* Sur la présence de l'inuline dans les capitules d'un certain nombre de Composées (Compt. rend. de la Soc. de Biol. 9e série T. I. No. 10, 1889).

*Ders.* Recherches anatomiques et physiologiques sur les bractées de l'involucre des Composées (Ann. Sc. Nat. Bot. 7e série, T. II, 1890).

*H. Fischer.* Über Inulin, sein Verhalten ausserhalb und innerhalb der Pflanzen nebst Bemerkungen über den Bau der geschichteten Stärkekörner (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 8, Breslau 1898).

*Grignon.* Étude comparée des caractères anatomiques des Lonicérinées et des Astéroïdées (Thèse pour l'obtention du diplôme de Pharmacien de premier classe, Paris 1884).

*Hanstein.* Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde. Preisschrift Berlin 1864.

*Hofmann.* Compositae (in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig 1889).

*Krüger.* Der anatomische Bau des Stengels bei den Compositae Cichoriaceae (Inaug.-Diss. Göttingen 1898).

*de Lanessan.* Sur la disposition et la structure des faisceaux fibro-vasculaires dans le réceptacle des Composées (Bull. Soc. Linn. No. 12, 1876).

*A. Meyer.* Wissenschaftliche Drogenkunde, Berlin 1891.

*Pistone e de Regibus.* Sull' esistenza di notevoli quantita di inulina melle brattee del Carciofo comune (Cynara Scolymus). (Giornale d. R. Acad. di medic., Ann. 45, 8—9, 1883.)

*Prantl.* Das Inulin. Ein Beitrag zur Pflanzenphysiologie. München 1870.

*C. H. Schultz - Bipontinus.* Cassiniaceae uniflorae. (18. und 19. Jahresbericht der Pollichia. Neustadt a. d. H. 1861.)

*Trécul.* Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les fleurs de quelques Tragopogon et Scorzonera (C. R. Paris 2e série 2, 1890).

*van Tieghem.* Sur la situation de l'appareil sécréteur dans les Composées (Bull. Soc. Bot. de France T. XXX 1883).

*Vuillemin.* De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des Composées. Paris 1884.

*Warming.* Die Blüte der Kompositen (Hansteins Botanische Abhandlungen, 3. Bd., 2. Heft, Bonn 1876).

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Kiel im W.-S. 1905/06 begonnen und im S.-S. 1906 beendet.

Herrn Geheimrat Professor Dr. Reinke, der mich zu dieser Arbeit anregte, sowie Herrn Professor Dr. Benecke erlaube ich mir auch an dieser Stelle für ihre Unterstützung bei der Ausführung der Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

# Lebenslauf.

Ich, Johannes Christian Nissen, evangelischer Konfession, preussischer Staatsangehörigkeit, wurde geboren am 22. August 1884 als Sohn des Hauptpastors Adolf Nissen in Eckernförde. Ich besuchte zunächst die dortige Mittelschule, von Ostern 1897 an das Gymnasium zu Schleswig, das ich 1903 mit dem Zeugnis der Reife verliess. Ich ging zunächst nach Kiel, um Naturwissenschaften und Mathematik zu studieren. Das Sommersemester 1905 brachte ich in Freiburg i. B. zu. Von Michaelis 1905 ab studierte ich wieder in Kiel. Die Promotionsprüfung bestand ich am 9. Februar 1907.

Meine Lehrer waren:

In Kiel: Die Herren Professoren und Dozenten: Benecke, Biltz, Brandt, Brauns, Claisen, Deussen, Harries, Lenard, Lohmann, Nordhausen, Pochhammer, Reinke, Stäckel.

In Freiburg: Die Herren Professoren und Dozenten: Böhm, Fischer, Oltmanns, Seith, Steinmann, Weismann.